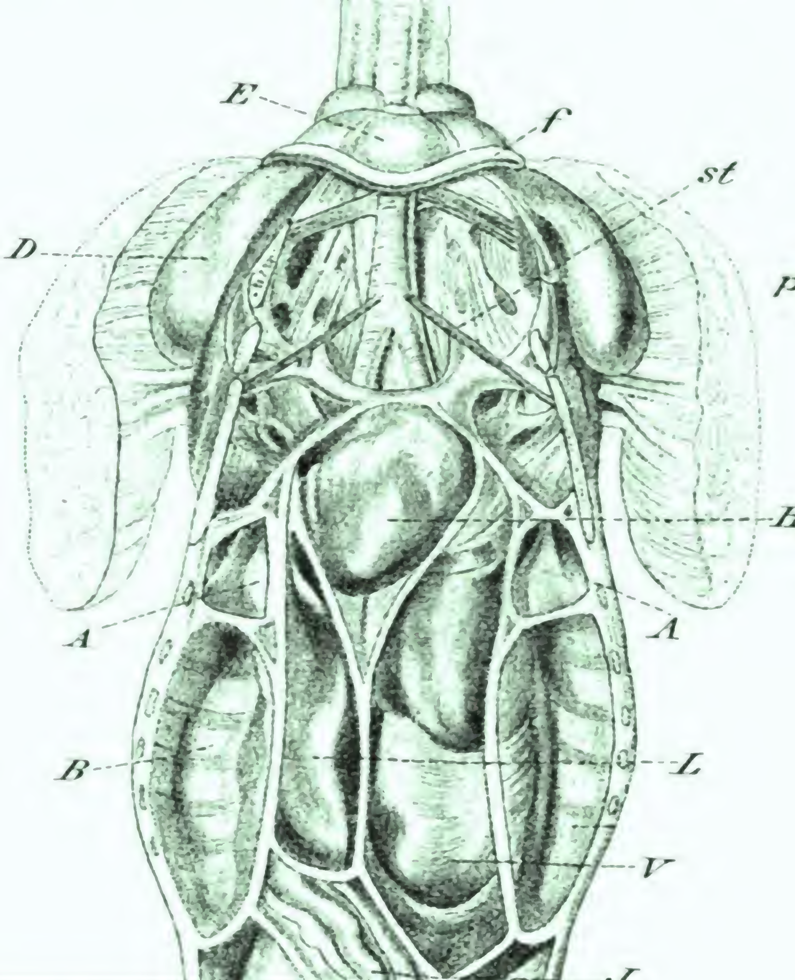


Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere

Carl Gegenbaur

VERGLEICHENDE
ANATOMIE DER WIRBELTHIERE
MIT
BERÜCKSICHTIGUNG DER WIRBELLOSEN

VON

CARL GEGENBAUR

ZWEITER BAND
DARMSYSTEM UND ATHMUNGSORGANE,
GEFÄSSSYSTEM, HARN- UND GESCHLECHTSORGANE (UROGENITALSYSTEM)

MIT 355 FIGUREN IM TEXT
UND DEM REGISTER FÜR BEIDE BÄNDE

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1901

VERGLEICHENDE

ANATOMIE DER WIRBELTHIERE.

VERGLEICHENDE

ANATOMIE DER WIRBELTHIERE

MIT

BERÜCKSICHTIGUNG DER WIRBELLOSEN

VON

CARL GEGENBAUR

ZWEITER BAND

DARMSYSTEM UND ATHMUNGSORGANE, GEFÄSSSYSTEM ODER ORGANE DES KREISLAUFS, HARN- UND GESCHLECHTSORGANE (UROGENITALSYSTEM)

MIT 355 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1901.

INHALTS-VERZEICHNIS.

Vom Darmsystem und den Athmungsorganen.

Allgemeines.

§ 266.

Der das Leben des Organismus bedingende *Stoffwechsel* beruht in einem beständigen Verbrauch der den Körper zusammensetzenden Substanzen, für welche ein steter Ersatz nothwendig wird. Dieser Ersatz kommt von außen, in der vom Körper aufgenommenen Nahrung, welche in einem Binnenraum dem Darm und seinen Abkömmlingen zugeführt wird. Das für die Erhaltung des Körpers unbrauchbar gewordene Material gelangt in verschiedener Weise zur Abscheidung, bildet Auswurfstoffe, Excrete, für deren Ausscheidung allmählich wieder besondere Einrichtungen, *Excretionsorgane*, entstehen. Die der Nahrungsaufnahme und der Veränderung des Aufgenommenen dienende Cavität geht vielerlei Umgestaltungen und Modificationen ein, welche alle neue Verrichtungen leisten. Wenn das Wesentliche der in jener primitiven Cavität an der aufgenommenen Nahrung sich ergebenden Veränderungen als Verdauung bezeichnet wird, so repräsentirt die Darmcavität ein Verdauungsorgan. Der Process der Verdauung setzt sich aber wieder aus zahlreichen Einzelvorgängen zusammen, welche die Gesammtheit der Leistung vollziehen. Daraus entspringt eine Theilung der physiologischen Arbeit, und auf diese gründet sich die Sonderung einzelner Strecken der Cavität des primitiven Darmes, woraus nicht nur funktionell differente Abschnitte, sondern schließlich auch besondere Organe entstehen. Deren Gesammtheit stellt das *Darmsystem* vor.

Wir verknüpfen mit dem Darmsystem die der Athmung dienenden Organe, weil letztere aus dem ersteren entstehen, nachdem sie vom Integumente, ihrem ursprünglichen Sitze, verschwunden sind. Der Weg zu dieser Verbindung funktionell differenter Organsysteme geht vom Darmsystem aus. Diesem Organsystem liegt eine zur Aufnahme und Bewältigung der Nahrung dienende Hohlraumbildung des Körpers zu Grunde, welche, weil von außen her erfolgt, mit der Außenwelt communicirt und von daher das Material zur Ernährung empfängt. Da das umgebende Medium für die niedersten Zustände der Organismen das Wasser ist, von welchem auch das Nahrungsmaterial dem Körper zukommt, wird das Wasser zugleich zum Medium des Athmens, indem ein Austausch der gasförmigen Stoffe (Kohlensäure und Sauerstoff) stattfindet.

Functionell ist die Athmung den Leistungen des Darmsystems keineswegs fremd: sie dient nicht nur im Allgemeinen der Erhaltung des Individuums, sondern bezieht auch das zum Ersatz unbrauchbaren Materials dienen Sollende von der Außenwelt, zunächst vom Wasser, und zwar von der im Wasser enthaltenen Luft, bis sie mit der directen Aufnahme von Luft zu einer höheren Organbildung gelangt ist. Durch den bei der Athmung erfolgenden Austausch von Gasen wird in gewissem Sinne ergänzt, was bei der durch den Darm vermittelten Stoffaufnahme nicht zu Stande kommt.

Im Ganzen betrachtet ergiebt sich somit für den Stoffwechsel im Organismus die Einfuhr nicht gasförmiger Stoffe als durch den Darm vermittelt, während die Ausfuhr solcher durch die Excretionsorgane besorgt wird. Die Athmungsorgane dagegen übernehmen für die gasförmigen Stoffe allein sowohl die Einfuhr als auch die Ausfuhr derselben.

Verhalten der Protozoen.

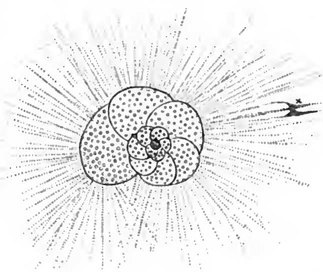
§ 267.

Der Gesammtorganisation dieser niedersten Thiere entspricht auch das Fehlen eines Darmes, wenn auch bei manchen scheinbare Anfänge dazu bestehen; wir sagen scheinbar, da der Mangel jeglicher, aus Zellen sich aufbauender Gewebe auch die Umwandung von physiologisch einem Darme vergleichbaren Binnenhöhlen morphologisch einer Darmwand gleichzusetzen verbietet. Die Ernährung durch Aufnahme von Stoffen erfolgt auf mannigfaltige Art. Wir sehen sie am einfachsten bei den *Moneren*, dann bei den *Amöben* und ihren Verwandten, wo der Körper noch keine bestimmte Formabgrenzung des ihn darstellenden Protoplasma besitzt. Die Nahrungsstoffe werden hier von der weichen Körpersubstanz umflossen und so allmählich im Innern aufgenommen, wo ihnen dann die als Verdauung bezeichnete *Veränderung* wird. Dabei kommt in der Regel ein Fluidum aus dem Protoplasma zur Ansammlung um den aufgenommenen Nährkörper, so dass derselbe dann anscheinend in einer besonderen Räumlichkeit liegt. Wo eine Sonderung um die Körpersubstanz auftritt, derart dass eine äußerste Schicht von der inneren Masse unterschieden werden kann (Ectosark, Entosark), ist es die letztere, in welche die aufgenommene Nahrung gelangt.

Für die Nahrungsaufnahme bei vielen Protozoen sind auch die *Pseudopodien* wirksame Fortsatzbildungen des Körpers, welchen eine sehr verschiedengradige Differenzirung zukommt. Mehr indifferent bei den Amöben und an beliebigen Stellen der Oberfläche entstehend und wieder verschwindend, bethätigen sie das Ergreifen der Nahrung, und bei den Foraminiferen (Fig. 1), auch bei Radiolarien (Fig. 2) sind solche protoplasmatische Fortsatzbildungen dadurch von größter Bedeutung für die Ernährung, da sie, das Nährmaterial erfassend und unter Zusammenfließen mit benachbarten umschließend, an der Körperperipherie Vorgänge für

die Ernährung sich abspielen lassen, wie sie bei den Amöben durch Theilnahme des ganzen Organismns entstehen. *Außerhalb der Masse des Körpers* findet, durch jene Fortsätze vermittelt, die Nahrungsaufnahme statt, und man kann sagen, dass die bei Foraminiferen oft zahlreich entsendeten Pseudopodien sich der Nahrung im Wasser entgegenstrecken.

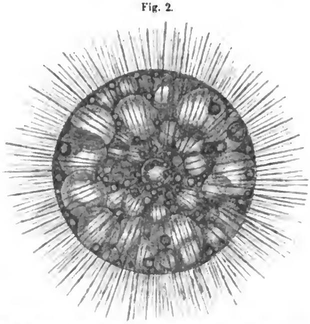
Fig. 1.



Ein Rhizopod (Foraminifere — Rotalia) mit ausgestreckten Pseudopodien, die aus den Poren der mehrkammerigen Schale hervortreten. Bei *x* ist das peripherische Zusammenfließen mehrerer Pseudopodien dargestellt.

Ähnliches bieten auch die Acinetinen unter den Infusorien dar. Ihre den Pseudopodien entsprechenden, tentakelartigen Fortsätze bilden, allerdings auf höherer Differenzirungsstufe stehend, Saugapparate, durch welche Nahrung aufgenommen und dem Körper zugeführt wird. In anderer Weise können Pseudopodien noch der Nahrungsaufnahme dienen, auch wenn sie Stützapparate bergend, vom primitiven Zustande entfernt sind. Sie fassen dann, nur basal beweglich, das aus anderen Organismen bestehende Nahrungsmaterial zwischen sich und vermögen es gegen die Körperoberfläche zu drängen, wo es ins Innere des Körpers gelangt. Die Heliozoen bieten hierfür Beispiele.

Fig. 2.



Ein Radiolar (Thalassolampe margarodes) mit ausgestreckten Pseudopodien (nach HAECKEL).

Während bei den Gregarinen als endoparasitischen Thieren für die endosmotisch erfolgende Nahrungsaufnahme keine besonderen Einrichtungen bekannt sind, kommt bei *Infusorien* eine Ausbildung von Einrichtungen zu Stande, durch welche an die Differenzirung von Organen erinnert wird. Bei manchen findet zwar gleichfalls noch endosmotische Ernährung statt; es sind wieder endoparasitische Formen, wie z. B. die Opalinen. Während die Mehrzahl der flagellaten Infusorien an indifferente Zustände sich

anschließen, und nur selten eine Eingangsöffnung (Mund) vorkommt, besitzen die Ciliaten eine solche Stelle in bestimmter Localität.

Die mit solcher Mundöffnung (Cytostom) versehenen Infusorien besitzen diese entweder in Form einer einfachen Spalte, die oft nur während der Aufnahme eines Bissens wahrnehmbar ist, oder es zeigt sich dieselbe nicht unmittelbar an der Oberfläche des Körpers, sondern im Grunde einer sehr verschieden gestalteten, zuweilen auch den »After« aufnehmenden, verschieden ausgedehnten Vertiefung (Vorhof), die in der Regel mit besonderen Wimperapparaten (Geißeln, undulirenden Membranen etc.) ausgestattet ist, und deren Umgebung als Peristom häufig auch in der Form sich mannigfach vor anderen Regionen auszeichnet. Vom Munde aus erstreckt sich häufig ein röhrenartiger Abschnitt als Schlund (Fig. 3 *b*) ins Körperparenchym, und von da aus beschreibt der aufgenommene Bissen seinen Weg innerhalb der weichen Substanz des letzteren. Eine Afteröffnung (Cytopyge) scheint constant vorzukommen, nur sehr selten außerhalb der Function deutlich unterscheidbar.

Fig. 3.



Schematische Darstellung von Paramaecium. *a* mit weichem Protoplasma gefüllter Leibesraum, in welchen die Nahrung aufgenommen wird. *b* Mundöffnung. *c* After. *d* contractile Vacuolen.

Im Inneren des Körpers formt die aufgenommene Nahrung Ballen in verschiedener Anzahl und Mächtigkeit. Diese erscheinen in Bewegung, wobei die plasmatische Körpersubstanz wirksam ist. Wo die Körpersubstanz, die man Protoplasma zu nennen pflegt, durch Hohlraumbildungen neue Differenzirungen darbietet, werden die zwischen jenen befindlichen Züge des Protoplasma zu den Wegen, auf denen die Nahrungsstoffe vertheilt und verändert, umherbewegt werden; die Heliozoen, auch manche andere geben hierfür Beispiele ab.

Fehlen bei den Protozoen auch Organe in morphologischem Sinne, so begegnen wir doch solchen von physiologischem Organwerthe und könnten diese Einrichtungen als »Vorstufen« zur Organbildung ansehen. Aber von solchen Stufen führt der Weg nicht weiter, indem die Organbildung von einem ganz anderen Ausgangspunkte, einer anderen Unterlage beginnt. Daher betrachten wir alle jene Einrichtungen hier, wie zu einer gewissen Entfaltung, so auch zu ihrem Ende gelangt.

Allgemein beginnt die Sonderung an der Oberfläche des Körpers, da in dieser die nächsten Beziehungen zur Außenwelt bestehen, aus welcher die Nährstoffe entnommen werden. Das spricht sich vor Allem in der Pseudopodienbildung aus. Wo diese verschwunden ist, bildet wieder die äußere Körperschicht die der Nahrungsaufnahme dienenden Theile, welche verschieden weit in das Innere des Körpers fortgesetzt sind. Diese Außenschicht steht als Ectosark durch ihre Differenzirung in einem Gegensatze zum Entosark, welcher für die Veränderung der aufgenommenen Nahrung von größter Bedeutung ist, und darin liegt ein Befund, wie er, zwar nicht in directem Anschlusse an die Protozoen, aber doch als Anklang an höhere Zustände nicht zu verkennen ist.

Vom Darmsystem der Wirbellosen

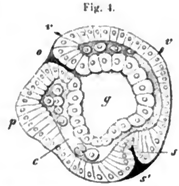
Erstes Auftreten des Darmsystems.

§ 268.

Die erste Voraussetzung eines wirklichen, nicht bloß physiologisch bestimmbaren *Darmes* bildet eine die Structur des gesammten Organismus betreffende, überaus bedeutungsvolle Veränderung. Der Organismus stellt sich als ein einheitlicher dar, nicht wieder zerlegbar in einander gleichwerthige Theile. Wenn man ihn als eine Zelle, entsprechend bei der Mehrzahl der Protozoen, gelten lassen könnte, und demgemäß die Protozoen als »einzellige Thiere« auffasst, so war dieses wesentlich auf den Besitz eines »Kernes« gegründet als eines den Körper einer Zelle auszeichnenden Bestandtheiles. Auch bei der Vermehrung der Individuen ist dieser »Kern« bei den Protozoen betheiligt, in der gleichen Weise, wie es bei Zellen der Fall ist. Dessen ungeachtet ist die erwähnte Einzelligkeit der Protozoen nicht als allgemein festzuhalten. Bei sehr vielen Protozoen kommen mehrfache Kerne vor, bei manchen sogar zahlreiche, ohne dass daraus eine Mehrzelligkeit entspränge. Immerhin halten wir jenen Zustand von Bedeutung, da er einen Weg bezeichnen kann, auf welchem ein vielzelliger Zustand entstand (s. auch Bd. I, S. 43).

Durch vielzelligen Körperaufbau sind die *Metazoen* charakterisirt. Dass ein einzelliger Zustand zu Grunde liegt, dürfen wir aus ihrem in der Eizelle gegebenen Anfangszustande schließen. Er wird überwunden durch den Theilungsprocess der Eizelle, die sogenannte »Furchung«, welche den Anfang für eine folgende charakteristische Sonderung im metazoischen Organismus vorstellt. Das geschieht mit der Bildung der *Gastrula* (I, 46) (Fig. 4). Mag diese Form für die Metazoen vielleicht auch polyphyletischen Ursprungs sein, so ist sie doch für sie fundamental und wird wenigstens für den größten Theil des Metazoenstammes als einheitlich gelten dürfen. Wir haben in diesem Zustande bereits früher (I.) die Bedeutung der Entstehung der primitiven Keimblätter, *Ecto- und Entoderm* gesehen und in dem Entoderm die dem Darm zugewiesene Umgrenzung gefunden. Die der Ernährung dienende Darmhöhle (*g*) ist, ihrer Bedeutung für die Erhaltung des Organismus entsprechend, *das erste im Körper sich sondernde Organ.*

Fig. 4.

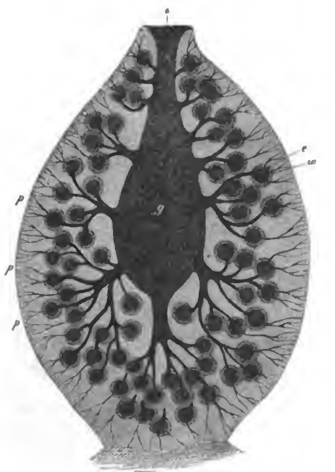


Gastrulazustand eines Mollusken (Heteropoden) im Durchschnitt. *g* Gastralhöhle. *o* Mund. *v p s s'* Sonderungen am Ectoderm. *c* Cölom. (Nach H. Fol.)

Auf welche Art dieses zu Stande kommt, ist nicht sicher zu sagen, und es bestehen darüber mancherlei Annahmen. Es ist dies um so mehr der Fall, je weniger beim Aufbau des Organismus der Ontogenese übertragen ist, je früher also der Organismus zu einer praktischen Bethätigung seiner Existenz gelangt.

Das ist der Fall bei den *Poriferen* oder *Spongien*, wo die Gastrulabildung bei manchen zwar erkannt, bei anderen dagegen weniger sicher ist oder doch mit sehr bedeutenden Modifikationen beginnt. Man könnte in solchen Fällen an polyphyletische Bildungen denken, aber die Theilung der Eizelle und die Sonderung des daraus entstandenen Materials in zweierlei Bildungen, *Ectoderm* und *Entoderm*, ist schon hier eine allgemeine. Auch noch ein sonst nur höheren Abtheilungen zukommendes Mesoderm oder vielmehr Mesenchym findet zwischen den beiden primitiven Keimblättern seine Entstehung und gewinnt Bedeutung, indem es sich im Körper verbreitet erhält. Bald wird dieses Mesenchym vom Ectoderm her gebildet, bald geht es vom Entoderm aus oder fließt mit demselben zusammen. Es herrscht in der Form des Körpers, welche sowohl in ihrem Umfange als auch im besonderen Verhalten außerordentlich mannigfaltig ist. Dieses kommt zu Stande durch Sprossungen des Körpers und Verbindungen der Sprossen unter einander in verschiedener Art, sowie durch Entstehung von außen her eindringender mannigfacher Räume. Von außen her eindringende Canäle, die mit Poren beginnen, durchsetzen die Körperwände und sammeln sich in einem weiten centralen Binnenraum, welcher mit einheitlicher Mündung (*Osculum*) nach außen communicirt. Er bildet für das durch die Poren einströmende Wasser den Ausführweg. Auch in diesen Canälen oder Räumen herrscht in Weite, Verbreitung und Verbindung große Variation.

Fig. 5.



Schema des Gastralsystems eines Kalkschwammes (Dyssicus ananas). *o* Osculum. *g* Hohlraum mit ausgehenden, zu den Wimperkammern führenden Canälen *e*, die mit Entoderm *w* ausgekleidet sind. *p p* Poren. (Nach HAECKEL.)

Wenn das Entoderm in manchen Abtheilungen auch eine Gastralhöhle umwandet, so kommt es doch nicht zur wirklichen Ausbildung einer solchen, da jene Stelle der Körperoberfläche zur Fixirung des Körpers verwendet würde. Vielleicht ist aus diesem Zustande das weitere Schicksal des Entoderm allgemein für die Poriferen hervorgegangen, indem die Darmanlage nach den mit Poren ausmündenden Canälchen sich vertheilte. Indem es Erweiterungen jener Canälchen auskleidet, werden diese zu *Wimperkammern* (Geißel-

kammern), welche vom einströmenden Wasser durchzogen sind, wobei die Stromrichtung in die Ausführcanäle bedingt wird.

Zweierlei Canalsysteme durchziehen also den Organismus, vom Wasser durchströmt, welches, durch zahlreiche Pori eintretend, durch die Oscula wieder nach außen getrieben wird. Wenn man auch bei den einfacheren Formen, wie bei manchen Kalkschwämmen, in einem weiteren, mit einem Osculum versehenen Binnenraum einen Magen sehen möchte und eine solche Betrachtung auch für ähnliche Canalerweiterungen anwenden kann, so liegt doch dazu keine tiefere Begründung vor, denn zu diesen Räumen hat das Entoderm keine Beziehung, vielmehr findet sich dieses nach den Wimperkammern vertheilt. Indem wir darauf das Hauptgewicht legen, müssen wir bei den Poriferen nur die einer Gastralhöhle entsprechende Cavität als in die zahlreichen Wimperkammern vertheilt, also nicht mehr einheitlich betrachten, wie ja auch das erste Sichfestheften des Organismus nicht an der aboralen Körperoberfläche, sondern an der vom Entoderm dargestellten, auch eine Einbuchtung bietenden oralen Fläche erfolgend beobachtet ward. Ob an der sogenannten »Magenhöhle« gleichfalls noch entodermales Epithel nachweisbar sein wird, bleibt unsicher, wie ja auch eine Nahrungsaufnahme in jene nur das austretende Wasser durchlassenden Räume nicht erweisbar war.

Wie der gesammte Organismus vom ersten Zustande an bedeutende, in den einzelnen Abtheilungen verschiedene Umgestaltungen erfährt, so zeigt sich auch das Canalsystem, in welches wir sämmtliche Hohlraumbildungen zusammenfassen, dem Körper entsprechend vermannigfacht, und in ihm nimmt das in Partikel getrennte Entoderm einzelne Stellen ein. *Es besteht kein einheitlicher Darm, noch weniger ein Darmsystem, welches in dem Canalsystem nur eine functionelle Vertretung besitzt.* Wo mit dem eintretenden Wasser aufgenommene Nahrungstheilchen verwendet werden; ist unsicher, dem Entoderm bleibt aber wenigstens ein Theil seiner Bedeutung erhalten, indem es die Wasserzufuhr regulirt.

Aus dem gleichen niederen Zustande, wie er bei Poriferen besteht, geht die Sonderung des Darmsystems der Cölenteraten (*Cnidarier*) hervor; allein es zeigt sich darin eine *höhere Stufe*. Diese wird ausgesprochen durch die Einheitlichkeit der Gastralhöhle und durch deren und des davon ausgehenden Canalsystems regelmäßige Anordnung. Die vom Körper gewonnene radiäre Form prägt sich auch am Darmsystem aus.

Die *Hydroiden* bieten an die Gastraeaden anknüpfende Befunde. Die Mundöffnung führt in eine meist weite Gastralhöhle, die sich z. B. bei Hydra ebenso in die Tentakel fortsetzt, wie sie bei bestehender Stockbildung vom aboralen Körperpole aus in den Stock fortgesetzt ist. Durch letzteres Verhalten ist der Apparat für den Stock ein gemeinsamer. Bei den *craspedoten Medusen* legt sich vom Entoderm her gleichfalls eine weite Gastralhöhle an, die an der oralen Fläche des Schirmes oder der Glocke des Körpers sich verbreitet. Aber diese Anlage nimmt nur central ihre Ausbildung zu einer Gastralhöhle, die sich in einen stielartig vorspringenden, die Mundöffnung tragenden Theil, den Magenstiel, fortsetzt, während vom Grunde aus radiäre Canäle sich bilden, die terminal, im Glocken-

oder Scheibenrande des Körpers, in einen Ringcanal sich vereinigen. Zwischen diesen Canälen erfährt die Anlage eine Rückbildung. Die Radiärcanäle sind im einfachsten Befunde in der Vierzahl vorhanden, entsprechen den Querachsen des Körpers, die sich mit den Canälen auch bedeutend vermehren. Vom Ringcanale aus erstrecken sich Fortsetzungen in die Tentakel des Scheibenrandes.

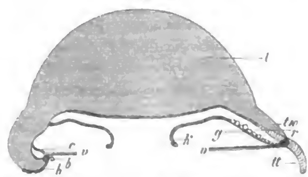
Bei den *acraspeden Medusen* walten taschenartige, wieder radiär angeordnete Ausstülpungen der Gastralhöhle vor, die auch mit Canälen combinirt sein können. Veränderungen in der Umgebung des Mundes lassen das Ectoderm an dem Aufbau des Darmsystems theilnehmen, indem es einen zur Gastralhöhle leitenden Raum, das *Mund-* oder *Schlundrohr*, auskleidet. So tritt eine neue Bildung zu der bereits bestehenden hinzu. Aus Änderungen in den Beziehungen des Mundrohres zum Körper und Modificationen des entodermalen Abschnittes des Darmsystems im Zusammenhange mit Umgestaltungen des Gesammtkörpers entspringen mehrfache differente Zustände.

Das ectodermale Schlundrohr spielt auch in anderen Abtheilungen der Cölenteraten (Lucernarien, Ctenophoren) eine Rolle, besonders bei den *Anthozoen*, insofern es hier zur Gastralhöhle eingesenkt, durch Septa geschiedene Fortsätze oralwärts emportreten lässt, während die Septa am Schlundrohr ihre Befestigung nehmen. Sowohl in dem Befunde der Septa wie in ihrer Zahl herrschen zahlreiche Differenzen in den Unterabtheilungen. Wie bei den Poriferen zahlreiche Verbindungen des Darmsystems mit dem umgebenden Medium bestanden, so sind auch bei den *Cölenteraten* die Räume des Darmsystems nicht ausschließlich durch den Mund mit dem umgebenden Medium in Verbindung. Es sind kleine, verschließbare Öffnungen, am verbreitetsten bei den *Anthozoen*. Hier sind sie theils im sogenannten Mauerblatte der Körperwand, theils an der Spitze der Tentakel (Tentakelporen der Actinien) bekannt, und bei den Medusen werden ähnliche, temporär geöffnete Poren am Schirmrande beobachtet. Auch bei den Ctenophoren sind es regelmäßig angeordnete Öffnungen der Canäle am aboralen Körperpole. Alle dienen wohl der rascheren Entleerung von Wasser bei reicherer Füllung der Gastralräume, denn eine andere secretorische Verrichtung dürfte ihnen kaum zuzutheilen sein. Ob dieser sehr verschiedenen functionellen Bedeutung auch eine fundamentale Differenz von den Poren der Poriferen entspricht, lassen wir dahingestellt; aber wir können nicht übersehen, dass die frühzeitigen Differenzen der Ontogenese in beiden Abtheilungen nicht für eine monophyletische Porenbildung sprechen. Es ist begreiflich, dass die viel bedeutendere Contractilität des Cölenteratenleibes, wie sie bei der Entleerung des Wassers sich zeigt, auch bei der Entstehung der Poren wirksam war, wie auch die Erhaltung der Einrichtung auf die Fortdauer der Function sich gründet, welche immer im Gegensatze zu jener der Poriferen steht.

Die Gestaltung des Gastralsystems zeigt sich allgemein in *Anpassung an die Körperform in den mannigfaltigen Zuständen derselben.* In der Anordnung der Gastralhöhle und auch des zu ihr führenden Schlundrohrs, wo es besteht, kommt das zum Ausdruck. Dieses ist bedingt durch die relativ geringe Entfaltung der

Körperwand. Wo diese bedeutender wird, wie im Schirme der Medusen, dient sie mehr flächenhaften Entfaltungen der Binnenräume, sei es Verbreiterungen der Gastralhöhle, sei es solchen des davon ausgehenden Canalsystems. Diese beiden Abschnitte des gesammten Apparates bestehen allgemein auch in functioneller Differenzirung. Die Gastralhöhle dient als verdauende Cavität, und die Verdauung ist, wie wenigstens für Siphonophoren erwiesen, eine protoplasmatische, wie bei den Protozoen. Mancherlei Differenzirungen der Wandung jenes Raumes lassen in einzelnen Cölenteraten - Abtheilungen auf eine verschiedenartige Betheiligung am Gesammtvorgange der Nahrungsveränderungen schließen. Während die bei der Verdauung sich ergebenden Residuen wieder durch den Mund nach außen gelangen, kommt dem Canalsystem oder ihm entsprechenden Räumen, alles Fortsetzungen der Gastralhöhle, die Vertheilung ernährender Flüssigkeit im Körper zu. Ist auch mit der Aufnahme von Wasser diesem noch eine für die Respiration wichtige Rolle zugetheilt, so bleibt doch die nutritorische Function nicht ohne Bedeutung, und jene Canäle und ihre Homologa können als nutritorische *Gefäße* betrachtet werden, daher dem gesammten Apparat auch die Bezeichnung »*Gastrovascularsystem*« ward. Wir lassen dabei unerörtert, ob und in wie fern noch andere Verrichtungen in Bezug auf den Stoffwechsel des Organismus in dem Vascularsystem bestehen.

Fig. 6.



Verticalschnitt durch eine erwachsene Cunina rhododactyla (Schema), rechts durch eine radiale, links durch eine interradiale Verticalebene geführt. *b* Randbläschen. *c* Ringcanal. *g* Zeugungsstoffe. *h* Mantelspange. *u* Magen. *l* Gallertscheibe. *r* Radialtasche. *tt* Tentakel. *tw* Tentakelwurzel. *v* Velum. (Nach E. HAECKEL.)

Die Beziehung des Gastralsystems und besonders jene der Canalbildungen zum ganzen Körper wird noch in einem anderen Verhalten von großer Wichtigkeit. Wo ein Auswachsen des Körpers in nur einer Richtung stattfindet, geht das Gastralsystem als einheitlich bleibender Canal von der Gastralhöhle ab und setzt sich so, beim Vorkommen von Ausläufern des Stammes, in diese fort. Die Einfachheit des Körpers, wie sie bei Hydroiden besteht, bedingt auch jenen Zustand der Canalbildung, und indem auch aus den Stolonen wieder neue Personen entstehen, kommt es zur *Stockbildung*, wobei die einzelnen Personen ein gemeinschaftliches Gastralsystem besitzen. Diese *Gemeinsamkeit des Ernährungsapparates* liegt auch der auftretenden functionellen Verschiedenheit der einzelnen Personen zu Grunde. Die dementsprechende Differenz der Gestaltung giebt sich als *Polymorphismus* kund, wie er schon bei Hydroiden, am großartigsten aber und zugleich in außerordentlicher Mannigfaltigkeit bei den Siphonophoren bekannt ist. In anderer Art kommt die Stockbildung der Anthozoen zu Stande, wie wir näher auszuführen hier unterlassen müssen, nur erwähnend, dass auch hier das Gastralsystem, allerdings in verschiedener Weise, betheiligt ist.

Wie das Schlundrohr eine dem Darmsystem von außen her zugekommene Einrichtung vorstellt, so sind es auch die meist den Eingang besetzenden *Tentakel*, wie sie bei Hydroiden, einem Theile der Medusen und bei den Anthozoen bestehen. Sehen wir in diesen Organen im Allgemeinen den Verkehr mit der Außenwelt vermittelnde Einrichtungen, wie es auch andere Tentakel (Randtentakel der Medusen, Senkfäden der Ctenophoren etc.) sind, so kommt ihnen doch auch für die Nahrungsaufnahme Bedentung zu, und sie müssen daher als auch in deren Dienst und nnter dem Einflusse dieser Function stehend gelten.

§ 269.

Mit der bilateralen Grundform des Körpers tritt auch das Darmsystem in einen dieser Gestalt angepassten Zustand. Es durchsetzt in der Regel die Länge des Körpers. Die Mundöffnung trifft sich fast allgemein in ventraler Lage, in der Regel am vorderen Körperende. So treffen wir es bei den *Würmern*, deren unterste Abtheilungen (die Plattwürmer) die Darmwand in nachbarlicher Lage zur Körperwand erkennen lassen, wo nicht andere im Körper befindliche Organe dazwischen lagern; die Ernährung wird in diesen Fällen durch die Darmwand dem gesammten Körper vermittelt werden.

Das Ectoderm betheiligt sich gleichfalls an dem Aufbau des Darmsystems, indem es vom Munde her einen ersten Abschnitt auskleidet, dessen Wandung in mannigfaltiger Art der Nahrungsaufnahme dienende Bildungen entstehen lässt.

Bei den *Plattwürmern* erscheint die Mundöffnung in sehr wechselnder (Turbellarien) Lage, seltener am Vorderende des Körpers, meist weiter nach hinten gerückt, bis in die Mitte, bei manchen sogar darüber hinaus (Opisthostomum). Da das Vorderende jedoch immer durch die Lage des Centralnervensystems, allgemein auch durch Sinnesorgane ausgezeichnet ist, so wird jene Lage des Mundes mit der Art der Nahrungsaufnahme im Zusammenhange stehen. Der Mund führt in einen einfachen Vorraum (Schlund), dessen Wand, mehr oder minder musknlös, im ersteren Falle sich zu einem zur Mundöffnung vorstreckbaren »*Rüssel*« gestalten kann. Die vom Schlnnde beginnende Gastralcavität erstreckt sich bei vorderer Mundlage als einfacher Schlauch gegen das Körperende, oder setzt sich bei weiter nach hinten gerücktem Munde auch noch nach vorn fort nnd lässt darin die Tendenz, den Körper zu durchziehen, erkennen (Rhabdocöle). Diese ist weitergeführt durch Verzweigungen der Gastralhöhle (Dendrocöle) nach dem Umkreise des abgeplatteten Körpers. Man nnterscheidet dann den Hauptranm und die davon ausgehenden Zweige.

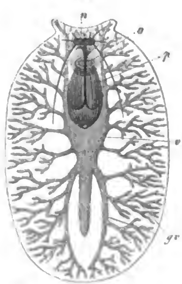
An den Verzweigungen können auch Anastomosen auftreten, woraus ein Netzwerk entsteht. Solche Verhältnisse, die auch in verschiedenen Zuständen bei Trematoden (Fig. 7) bestehen, übergeben dem Darm zugleich die Vertheilnng ernährenden Materials im Körper, dessen Ausbreitnng diese Einrichtung angepasst ist, Verhältnisse, die noch an die bei Cölenteraten erinnern.

Auf eine höhere Stufe tritt das Darmsystem mit der Gewinnung einer *Afteröffnung*, welche am aboralen Körperpole, zumeist etwas dorsal, ihre primitive Lage

hat. Wahrscheinlich bildet eine Durchbrechung der Körperwand den phylogenetischen Anfang, welcher sich ontogenetisch verändert, indem eine entodermale Einsenknng die Anlage übernimmt. Mit der Afterbildnng wird der Eingangsweg zum Darme entlastet, und ihm zu neuen Differenzirungen Anlass geboten. Indem wir den entodermalen Abschnitt des Darmes, den ursprünglichen Darm bei den höheren Abtheilungen der Würmer, als *Mitteldarm* bezeichnen, stellen die ectodermalen Zuthaten den *Mund-* oder *Vorderdarm* und den *Enddarm* vor. Außer manchen Rüsselbildungen sind cuticulare Verdickungen von Bedeutung (Nematoden), auch chitinisirte Stücke, die einer Zerkleinerung der Nahrung dienen können (Gnathobdelliden), oder kieferähnliche Gebilde (polychäte Anneliden). Solche gegen einander wirkende Hartgebilde können, als Kiefer in größerer Zahl sich entfaltend, einen »Kauapparat« vorstellen (Eunice). Durch solche nnd manche ähnliche Bildungen kommt die ectodermale Genese dieser vom Darm gewonnenen Strecke zum physiologischen Ausdrucke. Verlängerung des gesammten vorderen Abschnittes wird von Sonderungen einzelner Unterstrecken begleitet.

Der Mitteldarm, sehr einfach und noch der schon bei Plattwürmern auftretenden Muskulatur entbehrend (Nematoden), zeigt mit der erscheinenden Körpermetamerie, selbst wenn noch die eigene Muskulatnr fehlt (Hirudineen), Ausbuchtungen in verschiedener Weise ansgeprägt. Solche der Körpermetamerie gleichfalls Ausdruck verleihende Bildungen kommen auch bei Anneliden vor auf vielerlei Stufen, bis zn Ramificationen (Aphrodite) mit secretorischer Bedeutung, wie auch schon am Munddarm bei vielen selbst niederen Formen die Ansbildnng secretorischer Zellen sogenannte einzellige Drüsen hervorruft. Die größere Länge des Mitteldarmes combinirt sich mit Sonderungen auch structurell differenter Strecken, von denen die als »Muskelmagen« benannte hier aufgeführt sein mag (Oligochaete). Mit der Ansbildung des Cöloms und dem Verschwinden der von der Körperwand zum Darme ziehenden Dissepimente oder Einzelzüge können Windungen des Darmes und Schlingen entstehen (Chloraemiden). Der frei gewordene Darm gestattet anch eine Lageänderung des Afters, welcher bei Gephyraeen weit nach vorn gerückt sein kann. Wie auch der Lebensweise eine Wirksamkeit hierbei zukommt, lehren die *Brachiopoden*, wo das aborale Körperende znm festsitzenden geworden ist. Aber anch die Gehäusebildung kommt zur Bedeutung für den Darm, indem sie den ganzen Organismns beherrscht.

Fig. 7



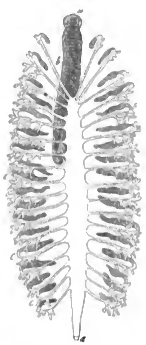
Darmsystem eines Plattwurms (Eurylepta sanguinolenta). *o* Mund. *p* Vorderdarm. *v* Mitteldarm. *gv* Verzweigungen der verdauenden Cavität. *n* Nervenknoten (Gehirn). (Nach QUATREFAGES.)

Die Ausbildnng des *Mitteldarmes* in dem Umfange seines Raumes entspricht der Fnnction, die ihm als dem wichtigsten Abschnitt des Darmsystems zukommt. Demgemäß sind anch die schon erwähnten *Fortsatzgebilde* in diesem Sinne aufzufassen. Sie erhöhen

die Leistungen in verschiedener Art, von denen die Übernahme der Secretion vielleicht die wichtigste ist, wenn wir auch andere Beziehungen, wie die Vertheilung des aus der Verdauung gewonnenen Materials, nicht für nebensächlich erachten. Die secretorische Bedeutung der Anhangsgebilde des Mitteldarmes (Fig. 7 *gv*) giebt sich häufig auch in der Färbung zu erkennen. Auch Ramificationen mannigfacher Art haben hier ihren Ausgang.

Mit der *Metamerie* des Körpers erscheint eine solche auch am Mitteldarm (Fig. 8). Sie entspricht aber keineswegs dem Verhalten des Gesammtorganismus z. B. bei Hirudineen. Aber die damit auftretende Verlängerung des Darmes ist immer als eine Anpassung an die Länge des Körpers anzusehen und betrifft stets den Mitteldarm (Anneliden). Dem Mitteldarm kommt durch alles das eine herrschende Bedeutung zu, dagegen treten Vorder- und Enddarm zurück, wie ansehnlich auch die besonders am Vorderdarm auftretende Differenzirung sein mag. Es sind nur vorbereitende Functionen für die Verdauung, wie ja diese Strecke des Darmes ihre Anlage aus dem Ectoderm empfängt.

Fig. 8.



Darmcanal von Aphrodite. *a* vorderer Theil. *b* mittlerer (muskulöser) Theil des Vorderdarmes. *c* verzweigte Cöcalanhänge des Mitteldarmes. *a* Analöffnung.

Von geringerem Werthe als der Vorderdarm ist der dem Mitteldarm folgende Enddarm, der letzte auch in seiner Bedeutung, nachdem die wesentlichsten der nutritorischen Verrichtungen des Darmes bereits vom Mitteldarm vollzogen sind. Er fehlt noch in vielen niederen Abtheilungen und pflegt von geringer Länge zu sein (Fig. 8). Die Entleerung unbrauchbar gewordenen Darminhalts ist seine Verrichtung, und demgemäß sind auch die von seiner Wand ausgehenden Differenzirungen in der Regel gering.

Für den *Enddarm* darf hervorgehoben werden, dass er schon bei manchen Würmern nicht exclusive dem Darmcanal angehört. So bei Rotatorien, auch bei männlichen Nematoden, wo Geschlechtsorgane mit ihm ihre Ausmündung haben, und auch noch bei manchen Anneliden, wo ein Schlauchpaar, das wir bei den Excretionsorganen zu erwähnen haben, das seine Ausmündung nimmt.

§ 270.

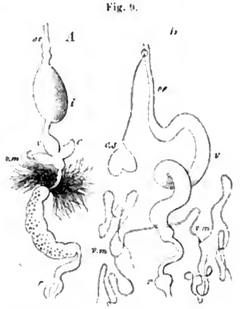
Wenn auch die als Articulaten (*Arthropoden*) bezeichneten Abtheilungen keinem einheitlichen Thierstamme angehören, so kommen ihnen doch manche gemeinsame Besonderheiten zu, von denen der Besitz von metameren Gliedmaßen (Füßen) die hervorragendste vorstellt. Diese werden mit den vordersten Paaren in den Dienst der Nahrungsbewältigung gezogen und erfahren dabei in mannigfach verschiedener Art Umgestaltungen, indem sie zu *Mundtheilen* werden, welche bald nur ontogenetisch, bald auch nach der Differenzirung ihre Herkunft von der

Außenfläche des Körpers erkennen lassen. Es tritt damit für das Darmsystem ein Erwerb neuer Organe auf, die bei den niederen Abtheilungen noch nicht bestanden, und für welche bei Anneliden in Kieferbildungen vereinzelt nur Andeutungen vorhanden waren. Bei den Arthropoden treten ganze Serien jener Gliedmaßen in das neue Verhalten, drei Paare bei den Tracheaten, eine größere Zahl bei den Branchiaten. Auch die Antennen, die zum Theil auch noch im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen, nehmen aus Gliedmaßen ihren Ursprung. Der Fortschritt im Allgemeinen liegt nicht nur in der intensiveren Bewältigung der Nahrung, sondern auch in der Vermannigfachung jener Wirkung, indem die einzelnen Paare der Mundtheile sich der verschiedenen Art der Nahrung anpassen und damit auch in der Gesammtorganisation divergente Zustände entstehen lassen.

Am Vorderdarm bleibt der einfache Befund bei niederen *Crustaceen* (Entomostracen), indess er bei den höheren Malacostracen allgemein mit seinem zweiten Abschnitte zu einem Kauapparate umgestaltet ist (Kaumagen). Eine solche Einrichtung kehrte in anderer Art auch bei manchen Tracheaten wieder, und namentlich bei den Insecten hat die Anpassung an die Nahrung noch mancherlei Differenzirungen am Vorderdarm bewirkt.

Der entodermale Mitteldarm erhält sich in gestrecktem Verlaufe bei *Crustaceen* und bietet hier an seinem Beginne von ihm aus entstandene Drüsenschläuche dar, welche sich zu voluminösen paarigen Massen ausbilden können (die sogenannte *Leber*). Sie können auch auf die Länge dieses Darmabschnittes vertheilt vorkommen und erinnern hier an Befunde der *Arachniden*, welchen die Schläuche divertikelartig zugetheilt sind. Physiologisch verschiedenwerthige Abschnitte treten am Mitteldarm der Insecten am meisten hervor, im Zusammenhange mit Krümmungen, welche mit größerer Längeentfaltung auftreten mussten und unter Betheiligung auch des Vorder- und des Enddarmes in mannigfaltiger Weise sich darstellen (Fig. 9).

Fig. 9.



A Darmsystem der Feldgrille, *B* einer Fliege. *oe* Vorderdarm. *i* kropfartige Anschwellung desselben. *c* Mitteldarm. *c* Anhänge desselben. *r* Enddarm. *vm* Malpighi'sche Canäle.

Der Enddarm bleibt vom Ectoderm gebildet, ein einfacher zum After verlaufender Abschnitt bei *Branchiaten* (*Crustaceen*), indess er bei *Tracheaten* auch durch Erweiterung einer Strecke ausgedrückte Differenzirungen eingeht. Auch drüsige Veränderungen seiner Innenwand kommen vor, und allgemein münden in seinen Anfang besondere Organe excretorischer Bedeutung, die *Malpighi'schen Gefäße*, welche in sehr verschiedener Anzahl und Anordnung sich ins Cölom erstrecken (Fig. 9 *vm*). Sie sind wohl erst mit dem Erwerb des Enddarmes ins Gebiet des Darmsystems

gelangt und werden als ursprünglich ihm fremd angesehen werden müssen, wofür manche Thatsachen bestehen.

Die Entfaltung des Darmsystems bei den Arthropoden erfolgte unter allmählicher Befreiung von dem Einflusse der Körpergestalt, wenn auch diese keineswegs vollständig jene Beziehungen verliert. So sehen wir sie z. B. noch bei den *Arachniden* ausgesprochen in der verschiedenen Differenzirung der Anhangsgebilde des Mitteldarmes in Cephalothorax und Abdomen, in Anpassung an diese Körperabschnitte, und ähnlich auch bei *Insecten*, wobei dem verschiedenen physiologischen Werthe der einzelnen Darmstrecken selbst ein Einfluss zukommt. Solche auf die wirkenden Ursachen zurückgehende Beziehungen dürfen jedoch niemals einseitig in Betracht gezogen werden, vielmehr ist dabei stets im Auge zu behalten, dass die Zahl der bei der Anpassung wirksamen Factoren eine sehr große zu sein pflegt.

Bei den Mollusken bilden wieder die drei Abschnitte des Darmsystems eine Grundlage, auf welcher eine vielfach in anderer Art vor sich gehende Sonderung ruht. Man kann sagen, dass hier die Ausbildung des Vorderdarmes zu einer Vorherrschaft gelangt, mit sehr vereinzelten Ausnahmen. Er ist nicht mehr der einfache ectodermale Canal, der bei allen von ihm ausgehenden, vorzüglich die Weite des Lumens betreffenden Sonderungen und der für die Nahrungsbewältigung hohen Bedeutung derselben doch niemals im Gesammtorganismus mit seinem Umfange eine große Rolle spielt, wie er denn auch einfach mit der Mundöffnung beginnt. Bei den Mollusken ist diese insofern weiter nach vorn gerückt, als die Körperwand sich vorwärts ausgedehnt hat, so dass der Eingang zum Vorderdarm auf längerem Wege durch die Leibeswand selbst tritt. Das ist am wenigsten bei den *Lamellibranchiaten* der Fall, so dass darin noch primitive Zustände erkannt werden.

Alle übrigen Mollusken sind durch bedeutende *Differenzirung jenes Anfanges des Vorderdarmes* ausgezeichnet, welcher sich hier zu einem muskulösen Gebilde entwickelt hat nnd an seinem vordersten Ende die Mundöffnung trägt. So besteht bei vielen Mollusken ein oft bedeutendes schnauzenartiges Gebilde (Prosobranchier), an dem sich ein protractiler Abschnitt zum »*Rüssel*« gestalten kann. Wichtiger sind dem Munde benachbarte cuticulare Hartgebilde, bald in dorsoventraler, bald in lateraler und dann in symmetrischer Anordnung, die *Kiefer*, denen der bedeutend muskulöse *Pharynx* (Buccalmasse) folgt. Hier hat die mit Zähnchen in jeweils bestimmter, aber im Allgemeinen sehr mannigfaltiger Anordnung besetzte *Reibplatte* (*Radula*) ihre Lage und bietet an Ausdehnung in die Länge viele Verschiedenheiten, die zu mancher neuen Sonderung in der Nachbarschaft führen. Bei der Rüsselbildung vorstreckbar, besteht im Pharynx durch die Radula ein die Nahrung verkleinernder Apparat, welcher, wie die Kiefer, dem Vorderdarm entstammt und dadurch die Mollusken in Gegensatz zu den Arthropoden stellt, bei welchen die der Nahrungsbewältigung dienenden Mundorgane aus äußeren Gebilden, den Gliedmaßen, hervorgingen. An die Ausbildnng dieser Organe ist auch jene von *Drüsen* geknüpft, welche bis zu mehreren Paaren, zuweilen durch Ausstülpungen des Pharynx vertreten, vorkommen können. Sie

werden als »Speicheldrüsen« bezeichnet. Die dem Pharynx folgende Strecke des Vorderdarmes erhält sich einfach und geht meist ohne schärfere Grenze in den Mitteldarm über. Durch die Anpassung der Lage des letzteren an die vom Cölom gebotene Räumlichkeit bietet er eine sehr differente Längenentfaltung, die zuweilen als eine beträchtliche erscheint. Dann können ihm auch Erweiterungen zukommen, in mancherlei Art auch als Kropfbildung (Cephalopoden, auch manche Gasteropoden) sich darstellend. Seltener sind drüsige Modificationen solcher Theile.

Den Mitteldarm charakterisirt der Besitz drüsiger Organe, die in verschiedener Menge in ihn einmünden und als »Leber« benannt wurden, obwohl ihnen schon eine andere physiologische Bedeutung als dem gleichbenannten Organe der Vertebraten zukommt. Der gesammte Mitteldarm besitzt im primitivsten Zustande einen gestreckten Verlauf, auf welchem zahlreiche Ausbuchtungen sich folgen, drüsige Divertikel, deren Entstehung an entsprechende, von der Leibeswand ausgehende Dissepimente geknüpft erscheint (Solenogastres). Dadurch wird an Befunde bei manchen Würmern erinnert. Mit einer *Trennung des Mitteldarmes* in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt erscheint bei den übrigen Mollusken die gewöhnlich als »Magen« und »Dünndarm« bezeichnete Einrichtung, wobei schon der erstere in sehr differenter Weise auftritt. Fast allgemein ist derselbe durch eine Erweiterung dargestellt, an welcher Eingang und Ausgang einander sogar nahe gerückt sein können. Er nimmt den als »Leber« aufgefassten Drüsenapparat auf. Dieser erscheint in zahlreichen Fällen als eine Fortsetzung des Mitteldarmes mit verzweigte Schläuche besitzenden Ausbuchtungen, die bei manchen *Nudibranchiern* sogar in papillenartige Anhänge des dorsalen Integuments sich erstrecken können (Aeolidier) (Fig. 10 *h*). Bei den jener dorsalen Fortsätze entbehrenden Formen besteht eine Reduction (2 Paare bei Phyllirhoe). Durch die Ausführwege in der Regel als paariges Organ erkennbar, nimmt bei den übrigen Mollusken die *Mitteldarmdrüse* bald mehr oder minder compacte Gestaltung an und zeigt auch in ihrer Lage bedeutende Verschiedenheiten. Bemerkenswerth ist noch eine an ihr bestehende Differenzirung bei *Cephalopoden*, indem ein Abschnitt auch histologisch anders gebaut ein besonderes Secret liefert, nach welchem er als Pancreas aufgefasst wird. In der Ausmündung der Mitteldarmdrüsen besteht bei *Cephalopoden* eine neue Besonderheit, indem nicht direct der Magen, sondern ein seinem Blindsacke entsprungener spiralig gewordener Abschnitt (Spiraldarm) sie aufnimmt. Dem sogenannten *Dünndarm* kommt nur eine wenig verbreitete größere Ausbildung zu. Seine

Fig. 10.



Darmcanal von Aeolidia papillosa. *ph* sogenannter Pharynx. *m* Mitteldarm, mit *h* den nicht bis zum Ende dargestellten Fortsätzen. *e* Enddarm. *an* After. (Nach ALDER und HANCOCK.)

Längenentfaltung, die ihn oft in mehrere Windungen oder Schlingen überführt, ist das an ihm Hervortretendste. Sie wird wieder von der Art der Nahrung beherrscht und ist bei animalischer Nahrung am geringsten.

Für den *Enddarm* ergiebt sich das geringste Maß von Veränderungen, indem er als stets kurzer Darmtheil erscheint, der höchstens durch bedeutendere Muskulatur, zuweilen auch durch größere Weite vom vorhergehenden Abschnitt verschieden ist. Er führt zum After, welcher bei den meisten Mollusken seine dorsale Lage mehr oder minder der Mundöffnung genähert besitzt. Dem Enddarme zugetheilte Drüsenbildungen besitzen fast allgemein eine dem After benachbarte Mündung, und erweisen sich auch, wie der »*Tintenbeutel*« der *Cephalopoden*, als genetisch unabhängig vom Enddarm, insofern die erste ectodermale Anlage mit jener des Enddarmes gemeinsam ist. Vielleicht lässt sich noch erweisen, dass diesen Bildungen durch die anale Nachbarschaft ihrer ursprünglichen Ausmündung jene spätere Beziehung zu Theil ward, und dass diese *Analdrüsen* keine dem Darmsystem zugehörige, vielmehr ihm ganz fremde Organe waren.

Die bedeutende Veränderung in der Lage des Afters der *Mollusken* steht im Zusammenhang mit den großartigen Umgestaltungen, welche in fortschreitender Weise die Körperwand empfing. War die letztere auch schon bei den *Arthropoden* selbständiger geworden, so blieb ihr doch durch die von ihr ausgegangenen Gliedmaßen eine die Verschiedenartigkeit der Entfaltung in bestimmtem Grade beschränkende Einrichtung, welche bei aller Mannigfaltigkeit der Ausbildung und auch der partiellen Rückbildung jener Körperanhänge einheitlichen Gestaltungen, sei es der ventralen, sei es der dorsalen Körperoberfläche, ein Ziel setzte. Sind doch jene Gliedmaßen nicht bloß Fortsatzbildungen des Integuments, sondern durch die von ihnen umschlossene und ins Innere des Körpers sich erstreckende Muskulatur Theile der gesammten Umwandung (des Hautmuskelschlauchs). Wie mit dem Fehlen jener Gliedmaßen, in der ventralen Ausbildung einer »Faser« nicht bloß eine in gewissem Maße compensatorische Einrichtung auftritt, so kommt es auch dorsal zu einheitlicher Bildung, welche allmählich den größten Theil der Eingeweide aufnimmt und als *Eingeweidesack* gilt. Zwar hat das Darmsystem daran den hervorragendsten Antheil, aber auch andere Organsysteme participiren daran. Wie damit auch die Mantelbildung in Zusammenhang steht, ist früher (I, S. 600) erwähnt. Die Ausbildung des Eingeweidesackes ist aber an die Entstehung einer *Schale* oder eines *Gehäuses* geknüpft, und so gewinnt diese auch für das Darmsystem und sein Gefolge Bedeutung. Äußert sich auch die Bildung eines Eingeweidesackes hauptsächlich in einer Änderung der Lage der betreffenden Organe, so ist sie doch auch für das Volum und die specielle Gestaltung, sowie für nicht wenige Besonderheiten an jenen in Anspruch zu nehmen, und schon die sehr verschiedene Art, in welcher die Schalenbildung jene immer dorsale Ausstülpung der Körperwand beherrscht, bringt die Nothwendigkeit eines verschiedenen Einflusses zum Verständnis, wie ein solcher auch aus der Mannigfaltigkeit der Schalengebilde bei den verschiedenen Abtheilungen der Mollusken, nicht minder auch aus den Rückbildungen des Gehäuses hervorgeht. So sind also

zahlreiche Factoren auch hier wirksam, deren vollständiger Erkenntnis wir noch fern sind.

§ 271.

Die bisher betrachteten Metazoen erwiesen das Darmsystem fast nur in Beziehung zur *Aufnahme und Veränderung der Nahrung*, und nur vereinzelte Formen lassen auch auf die Athmung abzielende Einrichtungen am Darme erkennen. So schon bei *Würmern*, aber auch unter den *Arthropoden* und wieder bei *Mollusken* giebt es hierher gehörige Zustände. Durch die außerordentliche Verschiedenheit der Ausführung, sowie der in Anspruch genommenen Darmstrecke, die sogar der Enddarm sein kann, wird der fehlende Zusammenhang bezeugt, sowie auf die Entstehung der bezüglichen Einrichtungen *aus vereinzelten Anpassungen* an eine bestimmte Lebensweise hingewiesen. Damit soll nicht gesagt sein, dass jene Zustände bedeutungslos wären, flüchtige Erscheinungen in der durch sie nicht geänderten Organisation! Die Entstehung solcher respiratorischer Einrichtungen am Darme knüpft sowohl an die ursprüngliche Indifferenz des Darmsystems an, in welcher mit der Nahrungsaufnahme auch solche von Wasser erfolgt, als auch an die schon früher hervorgehobene Verwandtschaft der Athmung mit der Ernährung des Körpers.

Der Divergenz jener Organisation steht ein anderes Verhalten gegenüber, in welchem auf derselben Basis die respiratorische Einrichtung zu Umgestaltungen des gesammten Organismus führt. Hier ist es vor Allem die bestimmte *Localität des Darmes*, an welcher die respiratorische Function ihren Sitz nimmt, und bestimmte Einrichtungen sind es, welche diese Örtlichkeit bezeichnen. Indem am vorderen Abschnitte des entodermalen Darmes eine laterale Durchbrechung (*Spiraculum*) der Körperwand symmetrisch stattfindet, wird dem mit der Nahrung aufgenommenen Wasser ein Auslass geboten. Er wird zunächst von Vortheil für die Nahrungsaufnahme sein, die öfter sich wiederholen kann, wenn das dabei befindliche Wasser nicht den gesammten Darmweg zu passiren hat, sondern bereits am Beginn desselben entleert werden kann. Wir kennen solche Lebensformen, welche man den Würmern zugetheilt hat. Der erste Zustand entbehrt noch besonderer Differenzirungen. *Cephalodiscus* besitzt eine Sonderung der epithelialen Abgrenzung, welche dem Ectoderm anzugehören scheint, so dass schon bei solchen Anfängen eine bedeutende, vielleicht fundamental zu nennende Verschiedenheit auftritt. Daraus, wie auch aus der Divergenz der übrigen Organisation solcher Thiere, ist zu ersehen, wie die in Rede stehende Einrichtung wahrscheinlich bei einer großen Anzahl von sehr verschiedenen Thieren auftrat, die sich uns nur in sehr beschränkter Zahl von Formen erhielten, oder doch in dieser Beschränkung bis jetzt bekannt wurden.

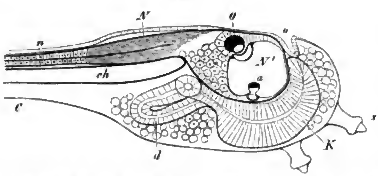
Nur in wenigen Abtheilungen ist die Weiterbildung jenes als primitiv vorauszusetzenden Zustandes gegeben, und zwar wieder bei sonst überaus divergenter Organisation.

In der den Würmern beigezählten, von mir als *Enteropneusten* bezeichneten Gruppe findet sich das bezügliche Organ hier mit dem Anfange des Darmrohrs in Verbindung. Dieser Abschnitt wird durch seitlich einspringende Vorragungen in zwei über einander verlaufende Halbrinnen geschieden, die in der Medianlinie mit einander communiciren. Die dorsale Halbrinne trägt in ihrer Wandung ein complicirtes Gerüst von Chitinlamellen, von Epithel überkleidet, das Kiemengerüst, dessen Vorsprünge nach innen als Kiemenbogen erscheinen, wenn man den ganzen Apparat mit Kiemen vergleichen will. Zwischen den Kiemenbogen sowie den sie bildenden mehrfachen Lamellen finden sich Spalten, welche jederseits zu einer Reihe von Öffnungen (*Spiracula*) führen und mit diesen auf der Körperoberfläche ausmünden. Am Kiemengerüst verbreitet sich ein Gefäßnetz. Durch die Mundöffnung aufgenommenes Wasser strömt durch die obere Darmrinne in den Kiemenapparat, um durch die Spiracula wieder nach außen zu gelangen (*Balanoglossus*).

Während diese Entfaltung durch die reiche Vertheilung aufgenommenen Wassers und seine Beziehung zu den Blutbahnen auf einer großen Strecke die respiratorische Bedeutung klarer hervortreten lässt, ist dabei die Länge des Darmes in Anspruch genommen, und es kommt dadurch nicht zur transversalen Sonderung eines Abschnittes des Körpers. *Die Athmungsorgane begleiten den ganzen Darm auf seiner Länge.* Darin liegt die Eigenheit der Enteropneusten, gegenüber dem Verhalten, welches bei den Tunicaten besteht.

Die **Tunicaten** bieten den Beginn der neuen Einrichtung schon in der Sonderung der einheitlichen Darmanlage in zwei auch functionell differente Abschnitte dar. Ein mit der Mundöffnung (Fig. 11 *o*) beginnender, weiter sich ausbildender Raum (*K*) wird zur Kiemenhöhle oder dem Athemsack, aus dem das Darmrohr (*d*) sich fortsetzt. Für beide Theile ist die Anlage einheitlich, und besonders für die Athemhöhle ergeben sich bedeutende Umwandlungen. Im niedersten Zustande erscheint ein einziges Spaltenpaar, welches

Fig. 11.



Ascidienembryo mit nur einem Theil des Schwanzes *C*. *N* Nervencentrum. *N'* Höhle desselben. *a* Hörorgan. *n* Nervenstrang. *K* Anlage der Kiemenhöhle. *o* Mund. *d* Darm. *O* Auge. *s* Spalte. *ch* Chorda. (Nach Kupffer.)

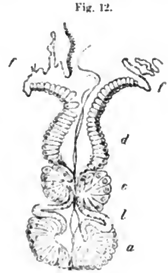
bei den *Appendicularien* dauert. Der Eingang zum Darm ist hier zu einer Kiemenhöhle, dem Athemsack geworden, in dessen Grunde zwei wimperumsäumte Öffnungen zur Eingangsöffnung des Darmes symmetrisch gelagert sind. Diese Spiracula stellen kurze trichterförmige Röhren vor, welche neben der Analöffnung nach außen münden. Es ist hier in Vergleichung mit den oben erwähnten einfachsten Befunden ein Fortschritt erfolgt, aber das Spaltenpaar erhält sich in seinem Wesen, und die Ausleitung des Wassers geschieht direct nach außen. In

der Athemhöhle der Larven festsitzender *Ascidien* findet sich einige Zeit lang ein ganz ähnliches Spaltenpaar, welches aber weder direct nach außen, noch in die Leibeshöhle, sondern in einen den Athemsack umgebenden Binnenraum führt. Nach und nach treten zu dem ersten Spaltenpaare neue hinzu, und so bildet sich allmählich die ganze Wandung der Athemhöhle zu einem Gitterwerk um, dessen feine in Reihen geordnete Spalten mit Wimpern besetzt sind. In den Stäben des Gitterwerks verlaufen die Bahnen des respirirenden Blutes. Das durch die Eingangsöffnung einströmende Wasser tritt durch die Spalten in den um den Athemsack befindlichen Raum (Peribranchialraum), von wo es zur gemeinschaftlichen Auswurfsöffnung geleitet wird.

Bei den zusammengesetzten Ascidien sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Individuen zu einer gemeinsamen Öffnung vereinigt, so dass jede Gruppe eine einzige von den Eingangsöffnungen umstellte Auswurfsöffnung besitzt.

Das Gitterwerk der Kieme bietet theils in der Anordnung der es zusammensetzenden Stäbe, theils in der Form und Zahl der Spaltenreihen außerordentliche Verschiedenheiten, und Vorsprungsbildungen mannigfacher Art rufen neue Complicationen hervor. Am auffallendsten sind zungenförmige Fortsätze bei Ascidien in einer dorsalen Längsreihe. Ihnen gegenüber liegt die *allen Tunicaten* zukommende »*Bauchrinne*«, Hypobranchialrinne, die eine von dem ursprünglichen Munde, der Eingangsöffnung der Athemhöhle her zu dem in deren Grunde beginnenden Darm führende wimpernde Furche vorstellt. Indem hier Nahrungsstoffe dem Darmcanale zugeführt werden, drückt sich die *Abstammung der Athemhöhle von einem Theile des Nahrungscanals* aus. Unter der Bauchrinne liegt ein stabförmiger, aber gleichfalls meist rinnenartig ausgehöhlter Körper, der »*Endostyl*«, welcher die Function eines Stützorgans der Bauchrinne zu besitzen scheint.

Fig. 12.



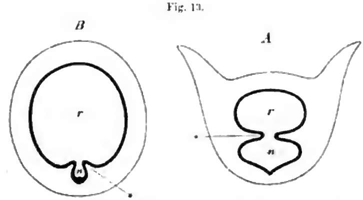
Bauchrinne von Salpa (Kettenform im senkrechten Querschnitt). *a b c d* Abschnitte derselben. *f* Fortsätze vom Rande aus, zwischen denen die von *a* ausgehenden Cilien sich vertheilen. (Nach H. Fol.)

Für den Darm selbst ergiebt sich außer seinem Beginn am Grunde der Athemhöhle eine ziemlich allgemeine Erweiterung, so dass mehrfache Strecken unterscheidbar sind. Bei Salpen ist ein Blindschlauch erkannt; auch sonst kommen manche drüsenartige Anhangsgebilde vor, aber nur bei den Appendicularien tritt der Enddarm zur Körperoberfläche, während bei Ascidien der After mit der Ausmündung des Peribranchialraumes zur *Cloake* vereinigt ist.

Nachdem wir die Ausbildung respiratorischer Einrichtungen in Verbindung mit dem Darm nicht nur, sondern auch aus einer Strecke desselben hervorgegangen sahen, ergab sich darin eine neue Erscheinung, welche als Anfang in höheren Abtheilungen zur Herrschaft gelangender Zustände bedeutungsvoll wird. Dieser Anfang ist mancherlei Art, aber er gelangt in seiner Weiterbildung zu einer Einwirkung auf die Gestaltung des ganzen Organismus.

Die Entstehung dieses hier einzig unter den Wirbellosen bestehenden wichtigen Verhaltens, welches einen respiratorischen Abschnitt des Körpers *vor* dem eigentlichen Darm darstellt, ist auch aus der Ontogenese der Tunicaten nicht causal zu ermitteln. Dagegen können durch die Vergleichung Anhaltspunkte zu einem Verständnis des Ganzen gewonnen werden. Sie ergeben sich bei Balanoglossus, welcher, als *Enteropneusta* den *Würmern* zugezählt, durch seine ganze Organisation eine singuläre Stellung einnimmt. Der vordere Abschnitt des Darmrohrs ist durch zwei laterale Vorsprünge in zwei über einander befindliche Halbrinnen geschieden, die zwischen den beiderseitigen Vorsprüngen mit einander communiciren. Die untere Halbrinne führt zu dem ausschließlich als Nahrungscanal fungirenden Darmtheile, sie ist, mit Wimperbesatz Nahrung zuführend, nutritorisch. Die andere Halbrinne steht dagegen in respiratorischer Function. Die Körperwand besitzt hier mit dem Alter an Zahl zunehmende paarige Taschen, welche durch einen Porus nach außen, durch zwei Querspalten nach innen münden (Spiracula). Chitinlamellen bilden ein zierliches Kiemengerüst, an welchem ein Gefäßnetz verbreitet ist. Durch die Mundöffnung aufgenommenes Wasser gelangt in die nutritorische Halbrinne zu den kurz als Taschen bezeichneten respiratorischen Räumen. Wir finden also hier zwei functionell differente, über einander gelagerte Abschnitte des Darmes, bevor der einheitliche Darm beginnt. In allem Wesentlichen ist es die gleiche Einrichtung, wie bei den Tunicaten, vorzüglich den Ascidien, und diese Übereinstimmung mag in nebenstehender Fig. 13 Ausdruck finden. Wir dürfen darin aber keine so nahe Verwandtschaft sehen, dass der eine Zustand sich direct in den anderen verwandelt habe. Wie auch die Tunicaten lehren, besteht für jene Befunde eine bedeutende Mannigfaltigkeit, und nicht minder ist auch für Balanoglossus und die wenigen bekannt gewordenen ihm näher stehenden Formen ein großer Reichthum untergegangener oder doch nicht bekannt gewordener Zustände mit Nothwendigkeit anzunehmen. Wie so vielfach müssen wir auch hier auf *directe Übergänge* Verzicht leisten. Aber die aus der Vergleichung entspringende Erfahrung deckt hier auch auf größere Entfernungen den genetischen Zusammenhang auf.

Fig. 13.



Schematische Darstellung des Verhaltens der Kiemenhöhle zur Bauchrinne. *A* bei Balanoglossus. *B* bei Tunicaten. *r* respiratorischer Raum. *n* nutritorischer Raum. * Bauchfalten.

Die *Hypobranchialrinne ist ein Theil des Darmrohres*, wie sie auch an ihm entstand. Sie verbindet die Mundöffnung mit dem Darm, für den sie auch bezüglich der Nahrungszufuhr eine Leistung übernommen hat, und in der Entfaltung des dorsalen Theiles jener Darmstrecke zu respiratorischen Einrichtungen kommt

der Gegensatz zum Ausdruck, welcher beiden Theilen der gleichen Darmstrecke differente Bedeutung zuweist und bei Tunicaten den Athemsack zum herrschenden Raume gestaltet.

Vom Darmsystem der Wirbelthiere.

Allgemeines.

§ 272.

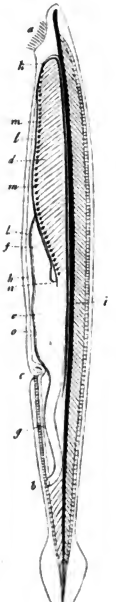
Die bei den Wirbellosen nur in wenigen kleinen Abtheilungen noch vorhandene Verknüpfung der respiratorischen Function mit dem Darmsystem, dergestalt, dass ein Abschnitt des letzteren sich zu einem *respiratorischen Raume* ausbildet, wird in Concurrenz mit der Metamerie des Körpers der Wirbelthiere zu einer deren Organisation in besonderer Art ausprägenden, ja sie in vielen Stücken beherrschenden Einrichtung. Indem die Zustände, denen wir in dieser begegnen, bei Acraniern und bei cranioten Wirbelthieren nur in ihren ersten Anfängen übereinstimmen, entsteht die Vorstellung einer ursprünglich noch größeren Mannigfaltigkeit aus der gemeinsamen Grundlage entstandener Befunde. Das gesammte Darmsystem nimmt eine ventrale Lage ein in ursprünglich geradem Verlaufe. Der respiratorische Abschnitt beginnt mit der Mundöffnung am vorderen Körperende und bildet, ähnlich wie bei den Tunicaten, einen Vorraum für das in dessen Grunde beginnende ausschließlich *nutritorische Darmrohr*. Dessen Endigung durch den After findet sich vor dem aboralen Ende des Körpers, indem sich dieses noch in verschiedener Länge als Schwanz fortsetzt.

Die aus dem Entoderm erfolgende erste Anlage des gesammten Darmes zeigt noch den Gastrulazustand; der Gastrulamund geht aber nicht in den definitiven Mund über, sondern wird zu einer vergänglichen Bildung. Mehr oder minder deutliche Spuren jener primitiven Verhältnisse finden sich in frühen Entwicklungsstadien selbst der höheren Abtheilungen vor. Während aus dem Entoderm die epitheliale Auskleidung des Darmsystems und aller aus diesem sich sondernden Gebilde entsteht, kommt den Wandungen des Darmes noch ein mesodermaler Theil hinzu. Vom Mesoderm her entsteht das noch später zu behandelnde Cölom, durch dessen Raum der eigentliche Darm seinen Weg nimmt, während er längs des respiratorischen Darmabschnittes nur theilweise sich forterhält. Von der Auskleidung des Cöloms empfängt die entodermale Darmwand eine äußere Überkleidung (Splanchnopleura) und zugleich eine Verbindung mit der Wand des Cölomraumes (Somatopleura). Die so dem Darm zugetheilte Mesodermschicht bildet den Ausgangspunkt für *Complicirungen der Darmwand.*

Mund und After sind secundäre Bildungen und deuten damit darauf hin, dass die Vertebraten eine lange Geschichte hinter sich haben, auf deren Weg auch hier cänogenetische Einrichtungen der Ontogenese zugekommen sind. Aber doch

kommt auch dem Ectoderm am Aufbau des Darmsystems einige Bedeutung zu, indem es an der Stelle des Mundes sich einbuchtet (Mundbucht) und hier am Eingange in die respiratorische Vorkammer mancherlei Organe hervorgehen lässt.

Fig. 11.



Amphioxus lanceolatus. ($2\frac{1}{2}$.) *a* Mundöffnung von Cirren umgeben. *b* Afteröffnung. *c* Abdominalporus. *d* Kiemensack. *e* magenartiger Abschnitt des Darmes. *f* Blinddarm. *g* Enddarm. *h* Leibeshöhle. *i* Chorda dorsalis, unter welcher fast in der ganzen Länge die Aorta verläuft. *k* Aortenbogen. *l* Aortenherz. *m* Anschwellungen der Kiemenarterien. *n* Hohlvenenherz. *o* Pfortaderherz. (Nach Quatrefages.)

Niederster Zustand. Acranier.

§ 273.

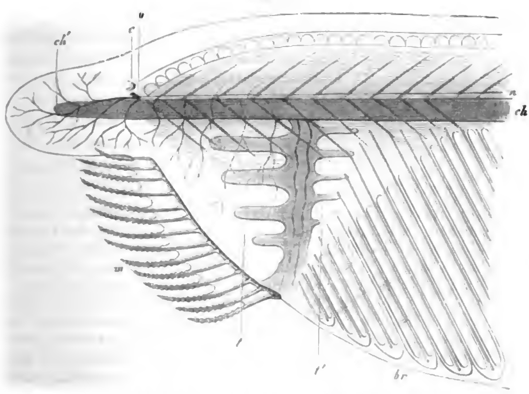
Auf der, so weit bis jetzt bekannt, niedersten Stufe erhält sich das Darmsystem bei den *Acraniern*. In seiner Anlage stellt es ein die Länge des Körpers durchziehendes Rohr vor, welches vorn in einiger Entfernung vom vorderen zugespitzten Körperende beginnt. Der vordere Abschnitt bietet bald eine Erweiterung dar und deutet damit auf den Beginn weiterer Umgestaltungen. An diesem Abschnitte entstehen von Seite des Entoderms Durchbrechungen der Körperwand, erst auf der einen, dann auf der anderen Seite eine Spalte. Hinter diesen folgen andere. Sie entbehren der streng symmetrischen Anordnung, finden sich aber in metamerer Vertheilung, indem sie den vorderen dorsal befindlichen Myomeren des Körpers entsprechen. Diese Übereinstimmung der Metamerie ist jedoch nicht von Bestand, denn die hinter den ersten folgenden Spalten resp. die sie von einander trennenden Abschnitte der Körperwand rücken allmählich weiter nach vorn zu, und so wird die gesammte, durch die zahlreich entstehenden Spalten charakterisirte ventrale Körperregion nach vorn zusammengedrängt. So bildet sich ein großer Theil der Darmanlage zu einem seitlich durchbrochenen Abschnitte um, der, respiratorisch fungirend, den *Kiemendarm* vorstellt. Die Spalten sind *Kiemenspalten*, die schmalen, sie trennenden Theile die durch feine stabartige Gebilde eine Stütze empfangenden *Kiemenbogen*. Von der von Cirren umgebenen Mundöffnung her setzt sich ein *Vorraum* fort, in dessen Grund der Eingang zum Kiemendarm liegt. Er wird umzogen von einer in Zipfel ausgezogenen beweglichen Membran, *Velum*. Noch bevor die Ausbildung des Kiemendarmes vollendet ist, kommt eine neue Einrichtung hinzu. Indem vorn am Beginn des Kiemendarmes jederseits eine Falte äußerlich entsteht, welche nach hinten vorwächst und beide in ventraler Vereinigung über die Außenseite des den Kiemendarm bergenden Körperabschnittes sich erstreckt, bildet sich ein letzteren umgebender Raum, in welchen die Kiemenspalten ausmünden. In jene Falte setzt sich

die Stammmuskulatur fort, so dass die Körperwand den Kiemendarm umschließt (Fig. 14). Nach Vollendung dieser Einrichtung ist die Kiemenregion durch den *Peribranchialraum* noch äußerlich abgeschlossen, und der letztere communicirt unweit eines ventral und hinten gelegenen *Porus abdominalis* nach außen (Fig. 14 *c*).

Der *Kiemendarm* nimmt schließlich fast die Hälfte der Körperlänge ein (Fig. 14). In ihn führt die anfänglich in rein lateraler Lage befindliche Mundöffnung, in deren Umgebung ein Halbkreis von *Cirren* (*a*) sich entfaltet, die weniger mit der Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen als zur partiellen Abschließung des Vorraumes nach außen, indem sie von beiden Seiten her in einander greifen. Die Kiemenspalten sind schräg von vorn und oben nach hinten und unten gerichtet. Aus dem verjüngten Ende des Kiemendarmes geht mit einer engeren Öffnung der eigentliche Darm hervor, welcher sich nach hinten erstreckt (Fig. 14 *g*), wo er mit einem etwas engeren Abschnitt in den links gelegenen After übergeht. Gleich am Beginn des Darmes setzt sich an ihm ein *blindsackartiger Anhang* (*f*) nach vorn zu fort und lagert sich noch in die Kiemenregion des Körpers. Ob dieser Darm-Blindsack als eine »Leber« anzusehen ist, bleibt zweifelhaft, wenn auch diese Annahme nichts Unwahrscheinliches hat.

In dieser Einrichtung des Darmsystems wird durch den Mund Wasser aufgenommen und mit dem Wasser Nahrungstheile. Das Wasser dient der Athmung und gelangt, indem es die Kiemenbogen bespült, durch die Kiemenspalten in den *Peribranchialraum* (Fig. 16 *A*). Aus diesem wird es durch den *Abdominalporus* (Fig. 14 *c*) entleert.

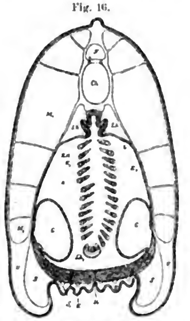
Fig. 15.



Vorderes Körperende von **Amphioxus lanceolatus** mit einem Theile der Kiemenregion. *ch* Chorda dorsalis. *ch'* vorderes Ende derselben. *m* Mundcirren. *t t'* Velum. *br* Kiemen. *o* Augenrudiment. *c* Riechorgan. *n* Nervensystem. Am vordersten Theile sind einige Nerven in Vertheilung zu sehen. Stärker vergrößert.

Für die Aufnahme und Fortbewegung des Wassers im Kiemendarm hat der zwischen Mundöffnung und Kiemendarm befindliche *Vorraum* (*Vestibulum*), welchen wir äußerlich von Cirren (Fig. 15 *m*) begrenzt sehen, besondere Wichtigkeit, denn hierin liegen Einrichtungen für die Fortbewegung des Wassers wie überhaupt aller Ingesta, und dadurch kommt dem Vorraum Bedeutung für die Gesammtheit des Darmsystems zu. An der Grenze des Kiemendarmes gegen den Vorraum befindet sich das Velum mit Cilien-besetzten Fortsätzen, welche nach vorn gerichtet (*t*) sind, schmälere (*t'*) nach hinten, aber nur während der Ruhe, denn in der Action herrscht in beiderlei Gebilden rasche Bewegung, und auch dem Wimperbesatz jener Cavität kommt dabei ein Antheil zu. Durch diesen wird wohl auch die Fortbewegung der Nahrungstheile zum Darme geleitet, wobei wohl auch noch andere Gebilde betheiligt sein mögen. Eine in ihrem Grunde Wimpern tragende Rinne findet sich am Boden des Kiemendarmes, die *Hypobranchialrinne*, welcher auch noch andere Beziehungen zukommen. Wir haben derselben daher später noch besonders zu gedenken. Eine zweite Rinne verläuft entgegengesetzt in der dorsalen Medianlinie, die *Epibranchialrinne* (s. Fig. 16).

Fig. 16.



Querschnitt durch die Kiemenregion von **Amphioxus lanceolatus**. *N* Nervensystem. *Ch* Chorda dorsalis. M_1 M_1 Myomeren. *Lh* Lh_1 Leibeshöhle. *M* quere Bauchmuskulatur. *A* Peribranchialraum. *L* obere Wand desselben. E_1 innere Wand, E_2 äußere Wand desselben. *Kst* Kiemenstäbe. *G* Genitaltaschen. *S* Seitencanal. *U* Unterhautgewebe. *R* Raphe. *E* äußeres Epithel. (Nach W. Rolph.)

Von dem Apparate der Kiemen haben wir das Skelet Bd. I S. 194 kennen gelernt, dessen Anordnung am vorderen Körpertheile in Fig. 15 zu ersehen, wobei auch an einigen der Gabelstäbe die quere Verbindung erkennbar ist. Damit wird jede der im Ganzen schräg stehenden Spalten in einzelne Theile zerlegt, und indem das nach innen zu mehrfach verstärkte Epithel eine ansehnliche Vergrößerung der Oberfläche vorstellt, kommen für die Function der Kiemenwand günstige Verhältnisse zu Stande, ohne dass noch wie an anderen Kiemen besondere Fortsatzbildungen bestehen.

In dieser Organisation sprechen sich manche schon bei Wirbellosen vorhandene Einrichtungen aus. Die Kiemenentfaltung am vorderen Abschnitte des Darmes ist es nicht allein, welche an Tunicaten (Ascidien) erinnert, auch in dem Stützgewebe bestehen manche ähnliche Befunde; wie in Verbindungen der Längsstäbchen unter einander (Bd. I, S. 194). Allgemeine Übereinstimmung mit dem Apparate von Enteropneusten, und die Gitterbildung tritt, wie früher schon bemerkt (Bd. I, S. 195), als eine Ähnlichkeit mit Tunicaten hervor. Es sind das fundamentalere Dinge als die Differenz der übrigen Anordnung, welche einer Gemeinsamkeit jenes ersten Erwerbes nicht widerspricht. Ebensowenig gilt das von der in der Umgebung des Mundes wie in der Bildung des Velums bestehenden Besonderheit, wahrscheinlich späteren Zuthaten, jedenfalls solchen, die nichts mit Tunicaten zu thun haben. Die Entstehung dieses in Fig. 15 sichtbaren Vorraumes vervollkommnet die Nahrungsaufnahme, indem außer den auch als Schutz gegen Eindringen von Fremdkörpern sich gegen einander

legenden Mundcirren (*m*) das Velum (*l*) auch davon ausgehende, gegen den Kiemendarm gerichtete Fortsätze (s. Fig. 15) der Controle des Eintrittes in doppelter Weise obliegen, so dass hier mehrfache Sicherung besteht.

Von großer Bedeutung ist der *Peribranchialraum* (Fig. 16). Seine Entstehung aus der Körperwand unter Wachsthumsveränderungen derselben zeigt ihn im Zusammenhang mit einem großen Theile des Organismus, namentlich mit dessen Muskulatur. Er dient nicht nur dem Schutze des Kiemenapparates, sondern auch dem diesen durchziehenden Wasserstrome zur Ausleitung, und ebenso als Weg, welchen die Producte der Keimdrüsen nehmen. Es wiederholt sich hier dieselbe Einrichtung, welche bei *Tunicaten* zur Ausbildung und zu mancherlei Umgestaltung gelangt war. Aber wenn auch für dieses Gemeinsame vielleicht noch eine Verknüpfung in einem weit zurückliegenden Formzustande erkannt werden könnte, und auch in anderen Organen, wie in der gemeinsamen Chorda dorsalis, eine Brücke gesehen werden kann, so ist doch in der ausgebildeten *Körpermetamerie* bei Amphioxus ein wichtiger Zustand, deren Würdigung jeden engeren Anschluss an Tunicaten verbietet.

Es fehlt für die niedersten uns bekannt gewordenen Vertebraten die Erkenntnis eines Zusammenhanges mit Wirbellosen, und aus dem Einzelnen, das Übereinstimmung oder solche in Andeutungen bietet, ist nur zu ersehen, dass der Beginn der Vertebraten den Wirbellosen keineswegs ganz fremd ist, indem er nichts absolut Neues darbietet. Das gilt auch für das Darmsystem, in welchem wir zugleich die Anfänge, man möchte sagen die Grundtypen für die Wirbelthiere erkennen. Es spricht sich aus in dem Bestehen eines oralen Vorraumes, welchem eine respiratorische Darmstrecke mit der Kiemenhöhle folgt, worauf die nutritorische Darmstrecke mit dem After den Abschluss bildet.

Dem Bestehen von Asymmetrien in den äußeren Mündungen liegen wohl Anpassungen an die Lebensweise zu Grunde, welche auch die keineswegs von vorn herein erscheinende Asymmetrie der Bogen des Kiemendarmes beherrscht.

Vergl. Joh. Müller, Über den Bau etc. des Branchiostoma (Amphioxus). Abh. Berliner Academie 1841. A. Schneider, Beitr. z. vergl. Anat. und Entwick. der Wirbelthiere. W. Rolph, Morphol. Jahrbuch. II. J. W. Spengel, Zoolog. Jahrbücher. Bd. IV.

Vom Darmsystem der Cranioten.

Vom Kopfdarm.

Allgemeines Verhalten.

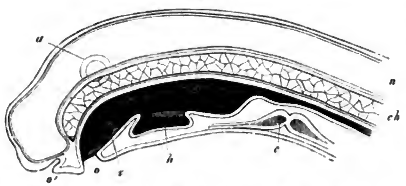
§ 274.

Mit der Entstehung eines *Kopfes*, für welchen bei den Acraniern noch Indifferenz bestand, kommen auch für das Darmsystem wichtige Differenzirungen zu Stande. Der respiratorische Darmabschnitt, bei Amphioxus als Kiemendarm erscheinend, entspricht bei den Cranioten dem Kopfe, indem seine Länge diesem gemäß ist. Wenn er auch in einzelnen Fällen über die durch das Cranium bestimmte Kopfregion hinaus in die Rumpfregion sich erstreckt (Cyclostomen, Selachier), so darf doch das erstere als das primitivere Verhalten gelten, und bei den Kiemen werden

wir zu der Ursache jenes secundären Zustandes geführt. Der Kiemendarm ist also hier durch die neue Beziehung zu einem *Kopfdarm* geworden; seine Cavität ist die *Kopfdarmhöhle* (Fig. 17), welche sich vorn mit der ectodermalen *Mundbucht*, dem Vestibulum, in Verbindung setzt und damit einen neuen, wenn auch nicht bedeutenden Raum als Zuwachs erhält. Wir sehen die vordere Abgrenzung des Kopfdarmes durch das *Velum* (*v*) bei Ammocoetes.

Die Kopfdarmhöhle ist kein Raum in scharfer Abgrenzung mit dem Kopfskelet. Sie nimmt ihre Ausdehnung nach dem Rumpfe, sogar weit in denselben hinein, und manchem ihrer Abkömmlinge werden wir sogar in großer Entfernung vom Kopfe begegnen. Bezüglich des Skelettes des Kopfes und der Kopfdarmhöhle herrscht somit ein bedeutsamer Gegensatz. An der Grundlage des Kopfes, wie sie im Cranium besteht, kommt allmähliche Concentrirung zum Ausdruck, nicht bloß an den Bestandtheilen des Kopfskelets selbst, sondern auch nachdem Übergriffe desselben in den Bereich der Wirbelsäule stattfanden, von welcher sogar Summen dem Kopfskelet zugesellt werden. Man könnte sagen, letzteres sei ja dasselbe, wie es vorhin vom Kopfdarm erwähnt ward. Mitnichten! Denn die distale Ausdehnung des Kopfskelets hat nichts mit der Ausdehnung des Kopfdarmes zu thun, wie sie denn auch schon in frühen Zuständen erfolgte, während die Ausdehnung des Kopfdarmes erst in späteren Stadien erreicht wird. Es gehen also beide, Kopf und Kopfdarm, verschiedene Wege. Der Kopf bleibt abhängig von seinem Skelet, in dessen Cavität das *centrale Nervensystem* die Concentrirung regiert, während der Kopfdarm, von einem großen Theile des Skelets sich emancipirend, größerer Freiheit entgegengeht und damit seine eigenen, ganz anders gearteten Functionen vervollkommnet.

Fig. 17.



Senkrechter Medianschnitt eines Ammocoetes. *o* Mund. *o'* Riechgrube. *r* Velum. *c* Herz. *h* Hypobranchialrinne. *ch* Chorda. *a* Otocyste. *n* Rückenmark. (Nach CALBERLA.)

Seine besondere Bedeutung empfängt der Kopfdarm durch das Auftreten seitlicher Ausbuchtungen des Entoderms, welche von vorn nach hinten an Zahl zunehmen. Sie betten sich in die seitliche Wandung der ventralen Kopfregion und erreichen hier die ectodermale Körperbekleidung, an welcher sie zum Durchbruche gelangen. Die taschenförmigen Ausbuchtungen der Kopfdarmhöhle sind dann in äußerer Communication; an ihren Wänden kommen später Oberflächenvergrößerungen zur Entfaltung, die *Kiemen*, welche die Kiementaschen einnehmen. Diese öffnen sich durch die *Kiemenspalten* nach außen. Im Gegensatze zu den Verhältnissen bei Amphioxus bewahren die Kiementaschen die ursprüngliche

Symmetrie, aber ihre Zahl ist beschränkt. In den zwischen den Kiementaschen befindlichen Theilen der Körperwand, welche die *Kiemenbogen* vorstellen, kommt es zur Bildung von Skelettheilen, deren erste vor der ersten Spalte liegen. Dadurch erhält die Kopfdarmhöhle Stützen ihrer Wand, bei Cyclostomen und Gnathostomen von sehr verschiedener Bedeutung. Damit gehen noch andere Differenzen der Kopfdarmhöhle einher, die wir zum Theile bei den Kiemen betrachten. Ventral im Kopfdarme besteht die *Hypobranchialrinne* (*h*), zunächst für die Athmung von functionellem Werthe.

Die Kiementaschen beeinflussen die Gestaltung der Kopfdarmhöhle nicht bloß durch ihre Ausbildung, sondern auch durch ihre Rückbildung. Während sie bei manchen Haien zu acht angelegt sind, werden sie durch Umbildung der ersten und Schwinden der hinteren bei den meisten auf fünf reducirt, und bei Teleostei gehen auch noch fernere Modificationen vor sich. Bei den Amphibien treffen sich die primitiven Verhältnisse fast allgemein im Larvenzustande; die Kopfdarmhöhle mündet durch an Zahl verminderte Kiemenspalten nach außen. Bei den Perennibranchiaten bestehen diese fort, bei den Caducibranchiaten bleiben höchstens noch Reste einer Spalte fortbestehen (Derotremen), indess bei allen übrigen die Kiemenspalten sich rückbilden.

Das allmähliche Verschwinden der Kiemen steht in causalem Zusammenhange mit der Ausbildung anderer, der Athmung dienender Organe, indem es die Folge dieser Ausbildung ist. Der niedere Zustand geht verloren, wenn ein höherer vollkommen in Function tritt.

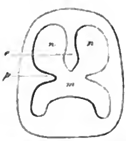
Von den Reptilien an wird die Anlage der Kiemenspalten auf die Embryonalperiode beschränkt. Bei ihnen wie bei Vögeln und Säugern sind die vergänglichen Kiemenspalten ein altes Erbstück aus phylogenetisch früherer Zeit, und die Kopfdarmhöhle verliert bald die ihr von dieser Seite her in den unteren Abtheilungen gewordene Complication. Nur die erste Kiementaschenanlage, die bereits bei Selachiern Umbildungen erfuhr, indem sie den sogenannten *Spritzlochcanal* vorstellt, erhält sich in anderem Dienste (s. unten), und ihre innere Mündung lässt die *Tuba Eustachii* entstehen, die stets in die Kopfdarmhöhle sich öffnet.

Dass mit dem Verluste der respiratorischen Bedeutung der Kiemen nicht der ganze Apparat damit zu Grunde geht, ist dadurch bedingt, dass gewissen Bestandtheilen desselben auch nach Schwund der Kiemen functionelle Bedeutung bleibt. Auch abgesehen von den zum Theile Umwandlungen erfahrenden Stützorganen ist es die Schleimhautauskleidung der Kiemenhöhle, welche auch nach Untergang des Kiemenbesatzes der Bogen nicht verschwindet, wenn sie auch nach dem Schwinden der Bogen nicht mehr in den zuerst bestandenen discreten Strecken unterscheidbar bleibt. Somit handelt es sich bei dem embryonalen Auftreten der Kiemenspalten in den der Kiemen entbehrenden Abtheilungen nicht bloß um alte ererbte Einrichtungen, sondern um solche, welchen eine partielle Bedeutung geblieben ist, und diese bedingt auch die partielle Erhaltung.

Die aus jenem Verluste entstehende Vereinfachung des Kofdarmraumes wird bald durch neue Einrichtungen mehr als aufgewogen. Von solchen nimmt die Einbeziehung des Riechorgans eine hervorragende Stelle ein. Bereits bei den

Selachiern findet sich eine rinnenförmige Verbindung der Riechgrube mit dem oberen Mundrande, die bei Chimären und Dipnoern tiefer gelegt ist (vergl. Bd. I, S. 954 ff. und Fig. 593, 595). Dadurch kommt eine Öffnung der Nasengrube in die Oberlippe zu liegen. Diese Nasenrinne schließt bei Amphibien zu einem Canale ab, der bald noch innerhalb der Oberlippe ausmündet (Proteus und Menobranchus), bald (wie bei den übrigen Amphibien) weiter nach innen an die Gaumenfläche rückt und dann von Skelettheilen begrenzt wird. Diese Verbindung des Riechorgans mit der Kopfdarmhöhle, zuerst mit dem Vorraum derselben (Fig. 18), wird von größter Bedeutung für den Wechsel des das Thier umgebenden Mediums, für den *Übergang zu einer veränderten Athmung*, die sich nicht mehr durch das Wasser, sondern unter Ausbildung besonderer Organe, der Lungen, durch Aufnahme von Luft in diese vollzieht. Die *primitive Nasenhöhle*, zu der jetzt die Nasengrube wird, bildet daher einen Weg für die Luft, die sie durch die äußere Öffnung aufnimmt und sie durch die innere Öffnung in die Kopfdarmhöhle leitet. Von da kommt sie den gleichfalls in die letztere mündenden Lungen zu. Diese schon bei den Fischen durch die Entstehung der Schwimmblase *vorbereitete Einrichtung eines neuen Athmungsorgans*, wiederum von der Kopfdarmhöhle ausgegangen, vermehrt die Bedeutung derselben für die höhere Entfaltung der Gesammtorganisation. Für die Scheidung der Mund- und der Nasenhöhle giebt Fig. 18 eine schematische Darstellung, welche der Gaumenregion entspricht.

Fig. 18.



Schema für die Scheidung der primitiven Mundhöhle von der Nasenhöhle. *m* Mundhöhle. *n* Nasenhöhle. *e* Nasenscheidewand. *p* Gaumenfortsatz.

Durch die tiefere Einbettung des Riechorgans in das Cranium wird zugleich die Function des Organs gesichert, indem die Riechschleimhaut auch bei dem Aufenthalte in der Luft sich feucht erhält.

Die Entstehung eines bei der Respiration fungirenden Luftweges durch die primitive Nasenhöhle giebt auch dem Raume der primitiven Mundhöhle, in welchen jener Weg leitet, eine neue Bedeutung. Daher sehen wir an der palatinalen Gaumenmündung der inneren Nasengänge bei den Reptilien den Beginn einer neuen Erscheinung. Von der seitlichen Begrenzung jenes Raumes entstehen leistenförmige, nach hinten divergirende Vorsprünge, denen knöcherne Theile zu Grunde liegen. Sie grenzen einen oberen Theil der primitiven Mundhöhle, in welchen die Nasenhöhlen münden, von einem unteren ab, zu welchem die Mundöffnung führt, und treten vorn, schon beim Beginne vereinigt, sehr bald auch nach hinten zusammen. Dadurch wird für die Mundhöhle eine sie von der Nasenhöhle trennende Decke gebildet, der Gaumen.

Die Gaumenbildung durchläuft bei den Reptilien verschiedene Stadien und wird bei den Säugethieren am vollkommensten. Die *Ausbildung der Nasenhöhle*, welche in Bd. I beim Riechorgan S. 954 nachzusehen ist, erscheint für die Entstehung des Gaumens als Causalmoment, welches durch den Gaumen auch die Mundhöhle beeinflusst. Wie die Einbettung des Riechorgans in das Cranium an

diesem mancherlei an einzelnen Skelettheilen sich äußernde Veränderungen im Gefolge hat, so bildet sie auch für die Mundhöhle Consequenzen. Es ist nicht bloß das für sie entstehende Dach, sondern auch die *Verlängerung ihres Raumes nach vorn hin*, wodurch an ihr neue Verhältnisse entstehen müssen, welche wieder am gesammten Cranium zum Ausdrucke gelangen. Während die Kopfdarmhöhle, so weit sie aus dem Kiemendarm entstand, ihre Lage und von den Amphibien an auch ihre Ausdehnung nicht wesentlich ändert, ist sie an ihrem vordersten Abschnitte, welcher zum Munde führt, an der Ausdehnung nach vorn bedeutsam verändert; denn als Veränderung muss auch dieser Zuwachs an Raum gelten, zumal wieder andere Einrichtungen damit im Zusammenhange stehen, wenn wir sie, wie z. B. die Ausbildung der Zunge, auch nicht als einzig davon abhängig anzusehen brauchen.

Im Gefolge dieser in den höheren Abtheilungen auftretenden und weiter geführten Ausbildung des Mundhöhlenraumes kommen mancherlei Neubildungen zu Stande, welche alle von der Wandung her, sei es Epithel oder Muskulatur oder selbst Skelet, ihren Ausgang nehmen.

§ 275.

Die Mundöffnung wird als Eingang in die Kopfdarmhöhle in ihrer Umgebung allmählich mit vielfachen Neugestaltungen ausgestattet, welche vom Integument ausgehen. Damit treten von einem anderen Organsystem gelieferte Bildungen in die Dienste des Darmsystems, und es erwachsen daraus mancherlei neue Verrichtungen.

In besonderer Art finden wir diese Verhältnisse bei den *Cyclostomen*, bei denen die Petromyzonten die Umgebung des Mundes in einen Saugapparat umgestaltet besitzen. Ganz anders und die große Kluft zwischen den beiden Abtheilungen der Cyclostomen bezeugend, verhalten sich die *Myxinoiden*, bei welchen ein besonderes Organ, als Zunge bezeichnet, zur Ausbildung kommt und eine mit dem Munde communicirende Räumlichkeit einnimmt. Zur Einordnung dieser Verhältnisse in höhere Zustände fehlen uns noch genauere Thatsachen, so dass hier eine besondere, seitlich abgezweigte Bildung eigener Art zu bestehen scheint, auf welche wir erst später, bei Behandlung des Kiemendarmes, wieder zurückkommen.

Bei den *Gnathostomen* begrenzen die gegen einander beweglichen Kiefertheile den Eingang.

Sie werden allgemein in den niederen Zuständen vom Integumente bekleidet, welches an den Kieferrändern sich in die *Auskleidung der Mundhöhle* fortsetzt. In dieser selbst waltet im Allgemeinen die *Schleimhaut*, für welche außer vielen bei den Organen der Mundhöhle zu betrachtenden besonderen Einrichtungen nur eine hier erwähnt werden soll. Es ist das Vorkommen einer *Blutgefäßvertheilung im Epithel* bei *Amphibien*, wodurch schon diesem Abschnitte der Kopfdarmhöhle respiratorische Bedeutung zukommt (F. MAURER). Diese Einrichtung steht in Connex mit anderen Verhältnissen der Respiration und erlischt in den höheren Abtheilungen.

Mancherlei Faltenbildungen können wohl Lippen andeuten, sind aber noch keine verbreitete ausgebildete Einrichtung. So verhalten sich Fische und Amphibien, dann Eidechsen, Crocodile und Schildkröten, bei welch letzteren ein horniger Überzug die Kieferränder umscheidet, der bei den Vögeln als *Schnabelscheide* allgemeine Verbreitung gewonnen hat. Bei manchen Lacertiliern, mehr noch bei den Schlangen dagegen kommen Lippen deutlicher als bei den anderen Reptilien zur Entfaltung und leiten sich von der Ausbildung am Mundrande sich öffnender Drüsen ab.

Die primitiven Verhältnisse walten auch noch bei den Säugethieren unter den Monotremen und den Cetaceen, indess es bei den übrigen zu einer neuen Einrichtung kommt. Der Beginn hierzu ist schon bei Monotremen (Echidna) anzutreffen, indem ein Hautmuskel bis zum Integumente am Mundwinkel sich erstreckt; dieser hat bei den höheren Ordnungen im Integumente des Gesichtstheiles des Kopfes Entfaltung gewonnen, sich in verschiedene Portionen gesondert und lässt das Integument über die Seiten des Gesichtes her die *Wangen* bilden, die nach vorn in *bewegliche Lippen* übergehen (vergl. Bd. I, § 178). So werden die Kieferränder von einer muskulösen Duplicatur umzogen, und von ihnen wird ein *Vorhof der Mundhöhle* hergestellt, dessen seitliche Abschnitte die Wangenhöhle bilden. Der neue Erwerb betheiligt sich in mannigfaltiger Art bei der Nahrungsaufnahme und lässt die Mundhöhle selbst mit ihren Organen zur Ausbildung besonderer Verrichtungen gelangen. Von allen anderen Faltungen in der Umgebung der primären Mundöffnung, wie solche schon von den Fischen bis zu den Reptilien auftreten, ist die bei Säugern zu Stande gekommene die bedeutendste und zugleich die leistungsfähigste durch die Betheiligung der Muskulatur an ihrer Entstehung.

Dass bei der Wechselwirkung der Verrichtungen der Organe die Mundöffnung vielerlei Anpassungen ausgesetzt ist und dementsprechende Modificationen bietet, geht aus der Mannigfaltigkeit der Nahrungsaufnahme hervor, wie sie schon bei Fischen besteht und hier auch zu manchen weiter um sich greifenden Bildungen leitet. Solche finden jedoch innerhalb kleinerer Abtheilungen ihre Grenze und lassen uns auf ein näheres Eingehen Verzicht leisten. Erwähnt soll nur Einiges sein.

Bei den Selachiern kommen die beim Skelet beurtheilten Lippenknorpel (Bd. I, S. 334) in Betracht, welche an den Mundwinkeln befindliche Hautfalten einnehmen. Ebendort ist auch mancher Modificationen gedacht, welche bei vielen Teleostei in einer Protractilität der Kiefer sich darstellen. Im Allgemeinen bleiben die letzteren die eigentliche Begrenzung der Mundspalte, wenn auch mancherlei von Integumentfalten dargestellte Lippenbildungen in einzelnen kleinen Teleosteigruppen (z. B. den Labroiden) bestehen.

Die Lippen- und Wangenbildung der Säugethiere, wie sie sich ontogenetisch aus dem auch hier bestehenden lippenlosen Zustande herausbildet, prägt sich in verschiedenen Stufen aus. Am wenigsten ist die Wangenbildung bei manchen Nagern entfaltet, am bedeutendsten bei den Ungulaten und einigen Edentaten (Myrmecophaga). Durch die Nahrungsaufnahme ist der Vorhof der Mundhöhle auch zu manchen Umgestaltungen geführt, indem seine seitlichen Räume sich in subcutan gelagerte *Backentaschen* erweitern. Solche sind schon bei Ornithorhynchus beobachtet, auch bei manchen Beutelthieren (Phascolarctus, Perameles lagotis), in größerer Verbreitung bei Nagern (Cricetus, Arctomys, Spermophilus, Tamias etc.). Bei einigen anderen Nagern

Coelogenys, Ascomys) kommen äußere Backentaschen vor, die allerdings ebenfalls in der Nähe des Mundwinkels münden. Auch bei vielen katarrhinen Affen sind innere Backentaschen ausgebildet. Alle dienen der Aufbewahrung der Nahrung und sind innerhalb engerer Abtheilungen erworbene Anpassungen.

Dass den Wirbelthieren noch ein *präoraler Raum* (*Vestibulum*) zukommt, war schon bei den Acraniern zu sehen und ist bei Cranioten nicht minder erweisbar. Die Vergleichung der Lippenknorpel der Selachier mit Visceralbogen ist für das Skelet zu verstehen, und auch bei Ganoiden und Teleostei geben Skeletbefunde eine Andeutung, welcher bei Cyclostomen durch den ontogenetischen Nachweis der Räumlichkeit selbst (v. KUPFFER) ein weiterer Fortschritt angebahnt ward. Dass es sich hier um einen Abschnitt des Darmes handelt, an welchem gewisse Ausbuchtungen als Rudimente von Kiementaschen angesehen werden konnten, verweist auf weit zurückliegende Zustände, welche in der Ontogenese höherer Formen, wie z. B. bei Reptilien, nur noch in viel geringeren Spuren bestehen. Es liegt also eine bei Cranioten untergegangene Einrichtung vor, welche nur durch wenige Reste Bedeutung hat und für jetzt mehr zu bloßen Vermuthungen als zu begründeten Hypothesen Anlass giebt.

M. VON DAVIDOFF, Über präoralen Darm und die Entwicklung der Prämandibularhöhle bei den Reptilien (Platydactylus mauritanicus und Lacerta muralis). Festschrift für KUPFFER. 1899. Über Blutgefäße im Epithel s. MAURER, Morphol. Jahrb. Bd. XXV.

Die Organe der Kopfdarmhöhle.

§ 276.

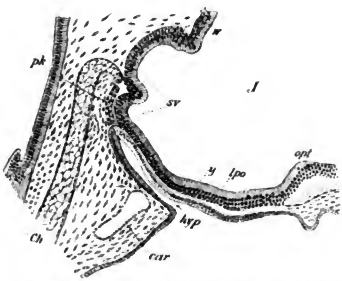
Von der Kopfdarmhöhle nehmen zahlreiche Organe ihren Ausgang, welche zum Theil, nach der Scheidung des ursprünglich einheitlichen Raumes in die schon aufgeführten Abschnitte, diesen zugetheilt sind und in diesen fungiren, zum Theil unter Aufgabe ihrer ursprünglichen Leistung in verändertem Zustande sich darstellen. Von diesen Organen haben wir den gesammten respiratorischen Apparat später vorzuführen bereits in Aussicht gestellt und ziehen dort auch Abkömmlinge der respiratorischen Einrichtungen (die Thymus und die Schilddrüse) in Betrachtung, ebenso wie wir die in der secundären Nasenhöhle zur Entfaltung gelangenden Organisationen mit dem Riechorgane behandelten, wo ihre Bedeutung in den Vordergrund tritt. Die übrigen Organe sind in der Reihenfolge, in welcher sie auftreten, folgende: 1) Zähne, 2) Gaumen, 3) Zunge, 4) Drüsen.

Diese Organe besitzen alle Beziehungen zur Außenwelt, woraus ihre Entstehung sich ableitet, und da ist es die Nahrung und ihre Veränderung, welche dabei die größte Rolle spielt. So kommt schon hier dem Darme in vielfacher Organsonderung seine primitive Bedeutung zu.

An diesen Organen ist die Wand der Kopfdarmhöhle *auf verschiedene* Art betheiligt, und auch dem durch die Mundbucht der Kopfdarmhöhle gewordenen ectodermalen Abschnitte kommt eine nicht unwichtige Rolle zu. Von diesem Ectoderm aus nimmt noch ein besonderes Organ seinen Ursprung, welches bei den

Vertebraten zu keiner deutlich wahrnehmbaren Function gelangt; es ist die Hypophysis. Am hinteren Abschnitte der ectodermalen Auskleidung des Anfanges der Kopfdarmhöhle wächst ein Epithelschlauch gegen das Gehirn und nimmt dabei seinen Weg durch die Lücke zwischen den beiden vorderen Schädelbalken. Mit weitem Lumen mündet er in die Kopfdarmhöhle aus (RATHKE'sche Tasche). Indem er im Laufe der Weiterentwicklung des Körpers sich verlängert (Fig. 19 *hyp*), wird bald sein oberer Theil abgeschnürt und kommt in die Basis der Schädelhöhle hinter das Infundibulum des Gehirns zu liegen, während der untere, den Zusammenhang mit dem Ectoderm besitzende Theil früher oder später schwindet. So tritt, bei allen cranioten Vertebraten in wesentlicher Übereinstimmung, ein schlauchförmiges Gebilde in benachbarte Lagerung zum Gehirn, in die spätere Sattelgrube gebettet. Dann geht von dem Schlauche eine Sprossung aus, er wird in kleinere, vom benachbarten Bindegewebe umschlossene Schläuche und Follikel zerlegt, die ihre epitheliale Auskleidung bewahren und in ihrer Gesammtheit ein compactes Gebilde zusammensetzen von unbekannter physiologischer Bedeutung.

Fig. 19.



Medialer Sagittalschnitt durch die Infundibularregion eines 22 mm langen Embryo von Mustelus laevis. *J* Infundibulum. *opt* Opticus. *lpo* Lamina postoptica. *y* nervöser Abschnitt derselben. *sv* Anlage des Saccus vasculosus. *w* hintere Trichterwand. *pk* rudimentäre Verbindung der beiden Hälften der präoralen Kopfhöhle oder des präoralen Darmes. *hyp* Hypobranchialrinne. *car* Carotis interna. *Ch* Chorda. (Nach B. HALLER.)

Wenn ein volles Verständnis dieser Bildung bei den Wirbelthieren dunkel bleibt, so ist sie die Vergleichung mit niederen Zuständen, welche einiges Licht auf sie werfen kann. Wir dürfen sie auf das bei den *Tunicaten* in der Kiemenhöhle mündende Drüsenorgan beziehen, welches auch dort sich unmittelbar unter das Centralnervensystem lagert, und finden auch darin eine Verknüpfung mit jenen Wirbellosen.

Wie in der Hypophyse ein eigenthümliches Organ auftritt, so liegt auch in dem aus dem Infundibulum des Gehirns entstandenen Abschnitte eine besondere Bildung vor, welche, als *Saccus vasculosus* unterschieden, der Hypophysis angeschlossen, besonders bei Fischen mächtig sich darstellt (s. Bd. I, S. 778, sowie die Fig. 454, 457, 460). Inwiefern der Hypophyse eine ursprüngliche Beziehung zum Riechorgan zukommt, ist Bd. I, S. 952 zu ersehen.'

Das Organ wird bei Amphioxus vermisst. Seine allgemeine Verbreitung bei den Cranioten und die Übereinstimmung in der Art der Genese lehrt, dass in ihm ein tief in der Organisation dieser Thiere begründetes Organ vorliegt, dem ursprünglich

eine wichtige Rolle zugekommen sein wird. Die Vergleichung mit einem Organe der Tunicaten (JULIN) liegt näher als andere, welche gleichfalls versucht worden sind. erfüllt auch alle Bedingungen zur Ausführung. Es wird uns aber auch dadurch für diese Organisation kein volles Licht geboten, und die Anerkennung solcher noch unklaren Punkte ist der Wissenschaft förderlicher, als eine Umgehung der Schwierigkeiten.

Zähne.

Vorläufer von Zahnbildungen.

Cyclostomen.

§ 277.

Organe, welche dem Festhalten oder der Bewältigung der Nahrung dienen, sind, aus Hartsubstanzen gebildet, der Mundöffnung zugetheilt. Von solchen bestehen mancherlei Bildungen, an deren Genese das Epithel eine verschiedenartige Betheiligung nimmt. Obwohl man sie als *Zähne* zusammenzufassen pflegt, sind sie doch scharf aus einander zu halten.

Die eine dieser Zahnbildungen erscheint bei den Cyclostomen. Es sind hornartig feste Epithelgebilde, welche bei den Myxinoiden in zwei Reihen den Vordertheil der sogenannten »Zunge« besetzen. Ein Zahn kommt am Gaumen vor. Zungenzähne besitzen die *Petromyzonten*, denen noch in dem zu einem Saugapparate eingerichteten Munde eine größere Anzahl solcher Hartgebilde zugetheilt ist (s. Fig. 20). Wenn sie auch mehr der Function des an dem Eingange des Mundes gebildeten *Saugnapfes* dienen, so kommen doch weiter nach innen zu auch paarige Bildungen vor, denen freilich nur geringe Leistungen entsprechen werden.

Fig. 20.



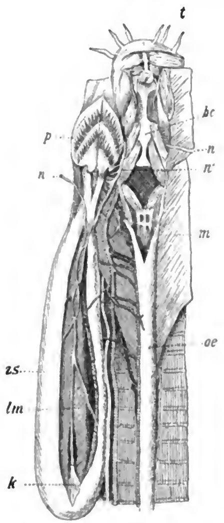
Mund von Petromyzon marinus mit dem Zahnbesatze. (Nach HECKEL u. KNER.)

Bei den *Myxinoiden*, deren Mund in ganz anderer Art gestaltet ist, nimmt eine zur Zerkleinerung dienende Einrichtung von der Tiefe des Mundes den Ausgang. Ob der Raum noch dem Vorraume angehört oder bereits dem Kopfdarme, lassen wir dahingestellt sein. Zwei an einander geschlossene Platten tragen in Reihen geordnete Hornzähne, nach hinten gerichtet (Fig. 21), und daran schließt sich ventral vom darüber verlaufenden Darme ein bedeutender Muskelsack (*zs*), an welchem eine äußere Ringschicht einen Längsmuskel umfasst. Der Längsmuskel (*lm*) entspringt von einem dem Grunde des Sackes angefügten Knorpel (*k*), welcher vielleicht dem Kiemenskelet entstammt. Die Muskulatur des Sackes besorgt die Action der Zähnchenplatten, wobei auch noch manche andere Einrichtungen betheiligt sind.

Die beiden Abtheilungen der Cyclostomen ergeben in den dargestellten anatomischen Befunden einen ferneren Ausdruck der auch in allem Übrigen bestehenden

gewaltigen Divergenz der Organisation, deren niederer Zustand mehr die Myxinoiden trifft, wie ja auch die zähnchentragenden Platten, trotz ihres Muskelsackes, mehr an Einrichtungen von Wirbellosen erinnern.

Fig. 21.



Vordertheil des Körpers von **Bdellostoma Forsteri**, ventral geöffnet, die zahntragenden Platten *p* mit den Säckchen *zs* nach der Seite geschlagen. *t* Tentakel. *bc* Basis cranii. *n n'* Trigeminus. *m* Constrictor. *oe* Ösophagus. *zs* Zungenscheide. *lm* Längsmuskel. *k* Knorpel. (Nach JOH. MÜLLER.)

Ähnliche Organe kehren bei den Amphibien wieder, wo sie den Mund der Anurenlarven besetzen, auch bei Siren lacertina vorhanden sind. Sie bilden hier äußerlich Querreihen kleiner Zähnchen, nach den Gattungen in verschiedener Anordnung, und an den Kiefern setzen sie compactere Massen zusammen, welche eine Art von Kieferscheide vorstellen und an ihrem freien Rande fein sägezähnig gestaltet sind, indem die einzelnen verhornten Zellsäulen hier vorspringen und für die einzelnen Gattungen von außerordentlich mannigfaltiger Gestaltung sind. Dass sie von den Cyclostomen sich herleiten, ist nicht wahrscheinlich, denn den bei letzteren typischen Zungenzähnen sind sie genetisch fremd. Man wird also jene Eigenthümlichkeit niederer Amphibienzustände als eine erworbene gelten lassen müssen, die in Anbetracht ihres Vorkommens im erwachsenen Zustande von Siren wohl ursprünglich eine größere Verbreitung besessen haben mag.

Wie in allen hier als »Vorläufer von Zähnen« dargestellten Organen ein *niederer Zustand der geweblichen Textur* zum Ausdruck kommt, so begründet sich daraus auch der Gegensatz zu den echten Zähnen, und jene Textur ist zugleich das einzige in morphologischer Richtung Gemeinsame, während in allem Übrigen bedeutende Differenzen hervortreten.

Verhornten Gebilden mannigfaltiger Art begegnen wir auch in den höheren Abtheilungen in Beziehung zu den Kiefern, betrachten sie aber zweckmäßiger von den eben vorgeführten gesondert, da sie nichts als die Verhornung mit jenen gemein haben.

Über die Zahnbildungen der *Cyclostomen* s. F. E. SCHULZE, Arch. für mikroskop. Anatomie. Bd. V. Über die Hornzähne der *Amphibien*. Derselbe ebenda und in d. Abhandl. d. k. preuß. Academie der Wiss. 1888.

HERON-ROYER et VAN BAMBEKE, Le vestibule de la bouche chez les têtards des batraciens anures. Archiv de Biologie. T. IX. G. BEHRENDS, Über Hornzähne. N. A. Leop. Carol. Bd. LVIII. Nr. 4.

Echte Zahnbildungen.

Gnathostomen.

Allgemeines. Genese und Structur.

§ 278.

Eine zweite Abtheilung von Zahngebilden ist *gemeinsamer Abstammung* und ist im Besitz aller *Gnathostomen*, wenn sie auch in größeren oder kleineren Abtheilungen derselben wieder verloren ging. In der Textur besteht in allem Wesentlichen Übereinstimmung, und es waltet durch die Genese aus mehreren Geweben ein höherer Zustand. Wir sind diesen Gebilden bereits beim Integument begegnet in den Hautzähnchen der *Selachier*, und wie sie dort in reicher Verbreitung über die Körperoberfläche zur Entstehung von vielen Schutzorganen und schließlich sogar von knöchernen Skeletbildungen führten (vergl. Bd. I, S. 200), so geben sie hier gleichfalls für mannigfache Einrichtungen die Quelle ab. Im Wesentlichen von gleicher Structur mit jenen Placoidgebilden finden die Mundzähne ihre vornehmste Verrichtung im Ergreifen und Festhalten, dann auch in der Zerkleinerung der Nahrung und erlangen ihre besondere Wirksamkeit durch die Verbindung mit den gegen einander operirenden Kiefern, wo sie als *Gebiss* auch zur bedeutendsten Ausbildung gelangen und in der ganzen Gnathostomenreihe fortbestehen.

Die Übereinstimmung dieser im Dienste der Kopfdarmhöhle oder auch der secundären Mundhöhle stehenden Organe mit jenen Placoidgebilden des äußeren Integumentes macht auch ihre Abstammung von daher nicht bloß wahrscheinlich, und die Thatsache, dass wir ihre Reihen bei der Genese in continuirlicher Fortsetzung zu dem Integumente nachweisen können, bringt jene Abstammung zur Evidenz. Dass sie erst bei den Gnathostomen sich entfalten, ist eng an die Entstehung der Kiefer aus einem Kiemenbogen durch Sonderung desselben in zwei Abschnitte geknüpft: Ober- und Unterkiefer, davon der erstere aus dem oberen, am Cranium Anschluss findenden Stücke, der untere im Anschlusse an den vorigen sich darstellt (Bd. I, S. 331). Sie *besitzen in ihrer Beweglichkeit gegen einander die Bedingungen für die Function der sie bedeckenden, gegen einander wirkenden Hartgebilde des Integumentes*. Dadurch stehen die Gnathostomen im Gegensatze zu den Cyclostomen, und die Bezahnung der ersteren gewinnt allmählich in fortschreitender Weise immer engere Beziehungen zu den *Kiefern*, welche die *ersten* Skelettheile sind, an denen den Hautzähnchen eine neue und wichtige Function übertragen ward, die an anderen Skelettheilen in der Begrenzung der Mundhöhle, wenn auch nicht fehlend, doch von minderem Werthe ist. Denn *nur für die Kiefer* ergiebt sich, vor Allem durch deren Muskulatur, sowohl eine vielfach gesteigerte als auch präcise Leistung auf das von ihnen in außerordentlich vielfacher Art zu bewältigende Nahrungsmaterial.

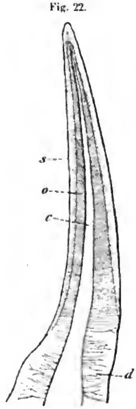
Die Kiefer der Gnathostomen sehen wir sowohl in ihrer Entstehung als auch in ihrer nach verschiedenen Richtungen divergirenden Ausbildung an die

Bezahnung gebunden, und damit kommt auch den Zähnen für die Verrichtungen des Darmsystems eine hervorragende Bedeutung zu.

Die Thatsache, dass das Ectoderm in die embryonale Mundbucht sich fortsetzt, unterstützt die oben begründete Vorstellung, so dass auch die Kieferzähne ursprünglich dem Integumente entstammten. Wie es aber kommt, dass auch hinter dieser ectodermalen Region, in dem entodermalen Abschnitte der Kopfdarmhöhle, gleichfalls Zähne entstehen, bleibt noch zu ermitteln, da man nicht auch dem Entoderm die gleiche zahnbildende Leistung zuerkennen will. Es wird wahrscheinlich, dass die primitive Grenze des Ectoderms sich nach hinten verschob, dass es in dieser Richtung sich ausgedehnt hat, und damit der Entfaltung auch seiner Abkömmlinge eine Gebietserweiterung verschaffte.

Durch ihre Eigenschaften und ihre Genese stellen sich die Zähne der Gnathostomen höher als jene anderen Gebilde, die bei den Cyclostomen und manchen Amphibien den gleichen Namen tragen. Diese Eigenschaften beruhen auf der Betheiligung verschiedener Gewebe an ihrem Aufbau. Das Epithel, von dem auch hier der Anstoß ausgeht, liefert die überaus feste Schicht des Schmelzes (*Emailsubstanz*), welchen wir als den functionell wichtigsten Bestandtheil des Zahnes zu beurtheilen haben, welcher wahrscheinlich auch der älteste ist. Chemisch-physikalische *Veränderung der Epithelzelle*, selbst mehr oder minder deutlich in basal zuerst erfolgender Schichtung, bildet den Ausgangspunkt. Gleichfalls sklerosirendes Gewebe überkleidet subepitheliales Bindegewebe in Gestalt einer Papille, und daraus geht das Zahnbein hervor (*Dentin*, *Elfenbein*), durch weitere Sklerosirung der bindegewebigen Unterlage wird diese in Knochensubstanz umgewandelt und leistet zugleich die innige Verbindung des Zahnes mit der Schleimhaut (Basalplatte). Durch diese Momente bildet der Zahn, auf die Unterlage von Skelettheilen gestützt, ein zu den oben genannten Verrichtungen geeignetes Werkzeug, welches sich durch seine Leistungen auch im Volum ausbildet und in mannigfaltige Formzustände übergeht. Auch in der Art seiner Befestigung waltet ein Fortschritt in der aufsteigenden Reihe.

Fig. 22.

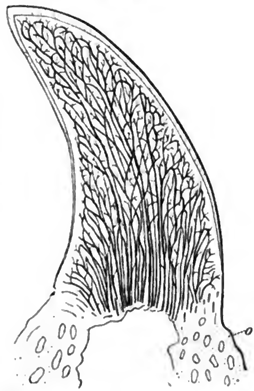


Ein Zahn von Hydrocyon im Längsschnitt. *s* Schmelz. *o* Zahnbein. *d* Knochensubstanz. *c* Zahnhöhle. Schwache Vergrößerung.

Es sind also hier mancherlei Gewebe zu einem Organe vereinigt, an welchem das härteste, der Schmelz (Fig. 22 *s*), den vorragenden Theil des Zahnes bedeckt. Dieser Schmelz scheint die *erste* Schicht am Zahne vorzustellen und bildete wohl schon im Integumente das erste schützende Product des Ectoderms, dessen Basalschicht ihn liefert (Bd. I, S. 152). Die Entstehung des Schmelzes knüpft an die schichtweise Veränderung der hohen Formelemente der ectodermalen Basalschicht, wozu Genaueres die histologischen Werke lehren mögen. Unter dem Schmelze bildet

das Zahnbein (*o*) in der Regel den bedeutendsten Theil des Zahnes, es wird von Canälen durchsetzt, welche in einem sehr mannigfachen Verhalten zur Aufstellung besonderer Gewebsarten, besonders bei Fischen, geführt haben. Es ist immer das *Abscheidungsproduct* von Zellen, welche man dem Mesoderm zuzuzählen pflegt, welche aber wahrscheinlich gleichfalls ectodermaler Herkunft sind (Bd. I, S. 84, 152). Die Entstehung des Zahnbeines geht von der ersten Zahnanlage, einer Papille aus, deren oberflächlichste Zellen (Odontoblasten) eine Schicht formiren, von welcher unter Fortsetzung der Zellsubstanz die Abscheidung erfolgt. Die Zellenfortsätze nehmen nach der Abscheidung weitere oder engere *Canäle* (*Zahncanälchen*) ein, mit diesen in verschiedener Art sich verzweigend. Basal geht das Zahnbein, wo der Zahn mit dem ihn tragenden Skelettheile im Zusammenhange steht, in die *Knochensubstanz* über, von welcher das Zahnbein nur eine Modification vorstellt, wie sie ja (bei Fischen) die Textur des Zahnbeines besitzen kann.

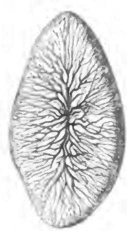
Fig. 23.



Längsschnitt eines Zahnes von **Anarrhichus lupus** mit den Zahncanälchen. Der Schmelzüberzug ist angegeben. *o* Knochensubstanz. (G. 1.)

Nach Maßgabe des Wachsthums der Zahnpapille kommt dem Zahn eine verschiedene Längenentfaltung zu, wobei die Papille einen Binnenraum (Zahnhöhle) einnimmt (Fig. 23 *o*). Diese kann auch bis zu vollständiger Reduction gelangt sein, so dass das Innere des Zahnes vom Zahnbein eingenommen wird (Fig. 23). Das kann auf vielerlei Art vor sich gegangen sein. Die Gestaltung des Zahnbeines beherrscht vor Allem den vorragenden Theil des Zahnes, welcher als *Krone* bezeichnet, in unzähligen Formen, von schlanker bis zu massiver gedrungener Form, und wieder in niederer Plattenform in allen Übergängen sich darstellt, auch complicirt durch Vorsprungsgebilde aller Art, Vergrößerungen der wirksamen Oberflächen und damit Modificationen auch in der Function erzielend. Minder präcis bestimmbar ist das, was *Wurzel* genannt wird. Während in den niedersten Zuständen noch keine »Wurzel« existirt und der successive Übergang des Zahnbeins in eine knöcherne Basalplatte, oder der directe Anschluss der Krone an Theile des Knochenskelets die Befestigung des Zahnes

Fig. 24.



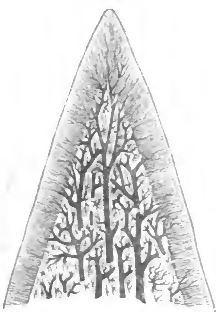
Ein Zahn von **Pristis**, von der Oberfläche gesehen, mit der Verbreitung der Zahncanälchen. (G. 1.)

bedingt, geht in anderen Fällen eine basale Fortsetzung der Krone, in die Kiefer sich verlängernd, aus und fungirt als Wurzel, in der Textur mit der Krone übereinstimmend, aber von ihr durch die nur auf einer Strecke sie überkleidende Schmelzschicht unterschieden.

Mit einer solchen Verlängerung des Zahnes ist sein directer synostotischer Anschluss an den Kiefer noch nicht verschwunden, er wird aber nur partiell am labialen Rande der Krone ausgeführt. Kommt diese Verbindung nicht mehr zu Stande, so tritt eine gleichmäßige Verlängerung des Zahnes kieferwärts auf, und es entsteht damit eine Einbettung in den vollständigen, jenen Abschnitt des Zahnes umformenden Kiefer, womit auch Veränderungen am Kieferskelet verbunden sind. Bei solchen Zähnen ist die eine Wurzel vorstellende Strecke weiter entfaltet, aber sie gelangt erst dann zu selbständigerer Ausbildung, wenn der Zahnwechsel in minder rascher Folge sich vollzieht, und dadurch der Existenz des activen Zahnes eine relativ längere Dauer beschieden ist. Die Function beherrscht auch die Wurzel, an welcher eine Vermehrung des von der Zahnhöhle aus, d. h. von der hier befindlichen Papille abgeschiedenen und die Höhle in einen Canal umwandelnden Zahnbeines die Festigkeit dieses Theiles erhöht.

Die Wurzel ist dadurch ein erst auf einem langen Wege successive vom Zahn erworbenes Gebilde, welches in den niederen Abtheilungen bald gänzlich fehlt, bald mancherlei Vorstufen bietet, und bei vollkommener Ausbildung eine Umschließung von Knochengewebe empfängt. Dieses dient wesentlich der Wurzel, welche durch es verstärkt und auch verlängert wird, indess es in niederen Zuständen als Basalplatte die Verbindung des Zahnes mit der Schleimhaut, dann seine Concrescenz mit den Kiefern oder anderen Skelettheilen in der Wand der Kopfdarmhöhle vermittelt.

Fig. 25.



Spitze eines Unterkieferzahnes von Esox lucius. (80/1.) (Nach WALDEYER.)

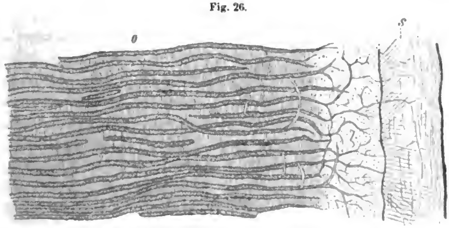
Im Aufbau des Zahnes bietet das *Zahnbein* die größte Verschiedenheit, welche auch in der *Textur* desselben kund wird. Die mit jener des Knochens im Wesentlichen übereinkommende Hartsubstanz wird von *Canalbildungen verschiedener Art* durchsetzt. Weitere Canäle führen noch Blutgefäße, welche von der Zahnpapille oder doch von der zahntragenden Schleimhaut aus eindringen und sich mehr oder minder weit mit den Canälen ramificiren. Sie können in verschiedener Anordnung, in bestimmter Gruppirung sich darstellen. In der nebenstehenden Figur treten sie von der Basis her in Abständen ein, gegen die Spitze zu die bedeutendste Verzweigung nehmend. Sie entsprechen den Havers'schen Canälen des Knochens und sind in allen Abtheilungen der Gnathostomen mehr oder minder verbreitet zu treffen. Dieses *Vasodentin* (OWEN) geht oftmals auch in echtes Knochengewebe mit Knochenkörperchen über, welches, weil noch im Bereiche der Dentinbildung des Zahnes

befindlich, *Osteodentin* (OWEN) benannt ward. Die terminalen Verzweigungen der Canäle des Vasodentins setzen sich in die schon oben aufgeführten Dentin- oder Zahnbeincanälchen fort, welche dem verbreitetsten Befunde des Zahnbeins angehören. Sie können unter allmählicher, von Verzweigungen begleiteter Abnahme ihrer Stärke in eine äußerste Dentinschicht, das *Vitrodentin*, sich fortsetzen, welches beim Fehlen des Schmelzes diesen vertritt, wenn auch nicht functionell ersetzt. Häufig nehmen die Zahncanälchen einen welligen, aber im Ganzen dabei einander parallelen Verlauf, durch welchen auf Längsschliffen von Zähnen eine die Zahnhöhlung concentrisch umziehende Linienbildung, als Ausdruck der Krümmungen sich darstellt.

Das gewöhnliche Dentin oder Zahnbein ist die *älteste der Dentinbildung, das Vasodentin die jüngere Bildung. Erst nach Absatz des Dentins erfolgt die Entstehung des Vasodentins, welches niemals das Dentin völlig ersetzt.* Auch die allgemeinere Verbreitung, selbst sein Vorkommen im Skelet von Teleostei (KÖLLIKER) hilft sein Alter begründen. Im Vasodentin walten bezüglich der Anordnung der Canäle überaus variable Zustände. Die gesammte Bildung beruht auf einem nach der echten Dentinbildung wieder von der Zahnpapille ausgehenden Process, welcher die Papille vollständig verbrauchen kann und dann den Zahn mit seiner ganzen Basis, dem Kiefer, in Synostose bringt.

Die feinen und feinsten Verzweigungen der Zahncanälchen ergeben sich früher oder später von den Canälchen abgehend und bilden immer Anastomosen, so dass bis in die kleinsten Abschnitte das Zahnbein von lebender Substanz durchsetzt wird: in den Canälchen die Fortsetzungen der Odontoblasten, und in deren Ausläufern wieder feinste Protoplasmafortsätze. Mag es sich um weitere oder engere Röhrchen oder Canälchen handeln, so bildet die Vertheilung des Protoplasma auf diesen Wegen die Hauptsache, so dass dadurch überall die abscheidende Substanz mit der abgeschiedenen, eben dem Dentin, in Contact bleibt, und damit im Leben des Organs auch

Fig. 26.



Ein Theil eines Zahnes von Hydrocyon. *O* Zahnbein, von Canälen durchzogen. *S* Schmelz.

stets Veränderungen der Textur ermöglicht sind. Damit steht auch im Zusammenhang, dass von dem Canalsystem des Zahnbeins feine Ausläufer in den Schmelz sich erstrecken können, für deren Entstehung wir den Inhalt jener Canälchen, eben das Protoplasma, in Anspruch nehmen müssen. An diese Befunde schließt sich eng ein anderer an, welcher oben von Hydrocyon dargestellt ist. Die Zahncanälchen sind etwas weiter als gewöhnlich, und lassen uns dicht gedrängt stehende Punkte (s. Fig. 26) erkennen, welche bei stärkerer Vergrößerung als deutliche Poren sich darstellen. Feinste davon ausgehende Canälchen führen auf geradem Wege zu den benachbarten Zahncanälchen, so dass alle Zahncanälchen direct mit einander verbunden sind. Von

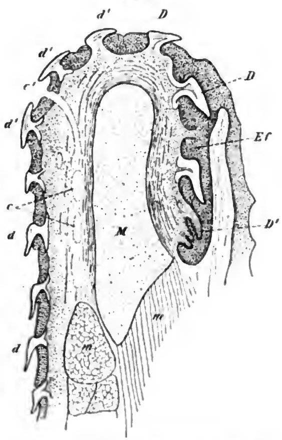
den terminalen Verzweigungen gehen ähnliche feinste, aber minder regelmäßig angeordnete Canälchen aus, welche in der Figur größtentheils im Durchschnitt als Punkte sichtbar sind, und aus dem Ganzen entsteht die Vorstellung von einer außerordentlich reichen und feinen Vertheilung des Protoplasma in der Substanz des Zahnbeins.

Fische.

§ 279.

Die Zähne der **Selachier** haben bei den Haien das primitive Verhalten und damit die Übereinstimmung mit den Hautzähnen am treuesten bewahrt. Sie sitzen in dem die knorpeligen Kieferstücke überkleidenden Integument, in Reihen angeordnet, die sich an der Innenfläche der Kiefer bis in eine dort befindliche Furche erstrecken und, hier von einer Schleimhautfalte bedeckt, in jüngere Formationen übergehen. Die letzteren bieten den Ersatz für die auf den Kieferrändern im Gebrauche befindlichen und dadurch allmählich verloren gehenden Zahnreihen, an deren Stelle jeweils die nächsten Reihen rücken, *während im Grunde von innen her eine stete Bildung neuer Zähne statt hat.* Indem diese den Kiefern zugetheilten Zahnbildungen durch bedeutendes Volum sich vor den Hautzähnen auszeichnen, sind weiterhin in der Kopfdarmhöhle viel kleinere Gebilde in Verbreitung anzutreffen, besonders bei älteren Individuen leicht wahrnehmbar. Sie finden sich in jenem Zustande an den Skelettheile überziehenden Schleimhautstrecken, wie an den Kiemenbogen und längs der Schädelbasis, und sind desshalb von Bedeutung, weil von ihnen aus ansehnlichere Zahnbildungen sich ableiten. Die an dem Kieferrand entstandenen Zähne erscheinen sehr frühzeitig *in Continuität mit den äußerlich den Kiefer bekleidenden* Zahnbildungen, und wenn wir die nebenstehende Fig. 27 verstehen, findet an der Innenseite an der epithelialen Einsenkung (D^1) eine Neubildung statt, welche, aufwärts rückend (D, D), zum freien Rande gelangt. Der erste zur Function gelangende Zahn (d^1) zeigt noch die Richtung seiner Spitze wie die seiner Vorgänger, aber ihm folgen nach außen hin Zähnchen mit dem durch

Fig. 27.



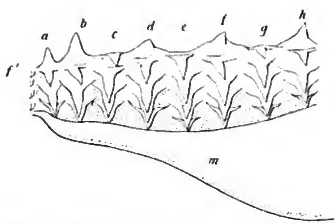
Querschnitt durch den Unterkiefer eines jungen Scyllium. *M* Unterkieferknorpel. *m, m* Muskeln. *c* Hautcanäle im Querschnitt. *c'* Ausmündung eines solchen Canals im Längsschnitt. *Ef* Epitheleinfaltung. *D', D, D* Kieferzähne. *d, d* Hautzähne. *d', d'* intermediäre Formen. (Schwache Vergrößerung.)

je *zwei* Spitzen ausgedrückten Zustande der Indifferenz (d^1, d^1), woran sich solche mit distal gerichteter Spitze reihen (d, d). Dieser Befund lässt erkennen, wie trotz der Continuität der Kieferzähne mit den Zähnen des Integumentes bereits eine Sonderung beider in der Richtung der Spitzen sich ausdrückt, welche der Verschiedenheit der Leistungen gemäß ist. Der Ersatz der Zähne erfolgt nicht vom äußeren Integumente her, sondern geht von einer Epitheleinfaltung (*Ef*) aus, welche innen am Kiefer sich einsenkt. Sie kommt bei älteren Individuen zur weiteren Ausbildung, so dass hier ganze Serien von jungen Zähnen in verschiedenen Stadien der Entwicklung zu finden sind. An der durch die intermediären Zähnchen (d^1, d^1) eingenommenen Stelle finden sich später die außer Function getretenen, beschädigten und zum Verluste bestimmten Reste der Kieferbezahnung.

In frühen Stadien ergiebt sich auch im Volum zwischen den Haut- und den Kieferzähnen ein nur geringer Unterschied (Fig. 27 *d*—*D*), der immer mehr hervortritt, nachdem die Function ihre Ansprüche an die Kieferzähne zu steigern begonnen hat. Wie im Allgemeinen im Umfange, so macht sich die Leistung auch an der besonderen Gestaltung geltend, welche die Anpassung an die Qualität der Nahrung und die Art ihrer Bewältigung erkennen lässt.

Nichts vermag die Abstammung der Kieferzähne und somit die Phylogenese des gesammten Gebisses mehr zu beweisen als die Betrachtung von Kieferflächen, wie eine solche in Fig. 28 dargestellt ist. Mit der Lageveränderung spielen Sonderung und Anpassung eine Rolle und sind in den Einzelbefunden leicht zu verstehen. Dem primitiven Zustande noch nahe erhält sich das Gebiss bei den meisten Haien. Wir sehen (Fig. 28) die in Gebrauch befindliche Reihe mit Zähnen sehr verschiedener Beschaffenheit. Ein Theil ist in verschieden starker Abnutzung (a, d, f). Ein anderer ist noch nicht zur Aufrichtung gelangt (c, e), während solche in verticalen Reihen das Material des Vorraths repräsentiren, welches sich (hier am Unterkiefer) von unten her ergänzt. Die jüngsten Generationen sind hier nicht dargestellt, da sie sich in der Furche am Ende der gesammten Zahngebilde, zum Theile vom Unterkiefer (m) bedeckt, dem Blicke entziehen.

Fig. 28.



Rechter Unterkiefer eines alten Carcharias, von der Innenseite gesehen. *m* Mandibularknorpel. *a*—*h* Zähne des freien Kieferrandes. *f'* rudimentäre Zähne am medianen Theil.

Es ist beachtenswerth, dass sämmtliche Verticalreihen von Ersatzzähnen mit ihren verbreiterten Basen mehr oder minder deutlich in einander greifen, und dass darin eine Andeutung von schrägen Reihen gegeben ist, wie sie an den Hautzähnen des gesammten Integumentes der Haie bestehen (vgl. hierüber Bd. I, S. 153 und

ebenda auch Fig. 65). Die verticalen Längsreihen des Zahnersatzes ergeben sich dadurch nicht als etwas Neues, *sondern sind gleichfalls aus der schrägen Reihenbildung ableitbar.* Demgemäß sind auch die jeweils in Action befindlichen Zähne (vergl. Fig. 28) *nicht in strenger Querreihe angeordnet,* und damit kommt ein von höheren Zuständen bedeutend verschiedenes Verhalten zum Ausdruck, welches als späterer Erwerb erscheint.

Schon bei den *Selachiern* sind die Zähne der Haie nicht unbedeutend von einander verschieden, doch finden sich von den lancettförmigen, etwas gebogenen Zähnen der Lamnae bis zu den breiten massiven Platten von Heterodontus alle Übergänge vor. Das Vorhandensein directer Spitzen am Einzelzahne hat zur Annahme einer Genese derselben durch Concrescenz mehrerer derselben geführt. Quot capita, tot dentes! Die Vergleichung jüngerer Arten, z. B. von Notidaniden mit älteren hat aber gelehrt, dass bei den letzteren eine Vermehrung der Spitzen besteht, ohne dass dabei die Summe der Zähne selbst vermindert wäre (JÄCKEL), und auch für die platten Formen bei Rochen, z. B. Myliobatis, ist die Entstehung jeder einzelnen Zahnplatte durch Verbreiterung eines kleinen Einzelzahnes erwiesen (TREUENFELS). Wir dürfen daher für den Beginn der Bezahnung bei den Selachiern die Erhaltung der Einheitlichkeit der Zahngebilde auch innerhalb größter Variation des Volums und der speciellen Gestaltung behaupten.

Bei den spitzen Formen besteht eine laterale Krümmung nach der betreffenden Seite, und nur die medianen sind symmetrisch gestaltet. Zur Seite der großen Spitze kommen oft noch kleinere zur Ausbildung. So entstehen höhere, an der Kante in stärkere oder feinere Zacken auslaufende Platten, wie bei Scymnus oder Carcharias. Mit kleineren Zacken zeichnet eine große die Zähne des Unterkiefers von Hexanchus aus. Übergänge in verschiedene Formen bieten sich in der Regel bei einem und demselben Kiefer dar, und Ober- und Unterkiefergebiss sind allgemein in der Zahnform verschieden.

In der *Anordnung* der Kieferzähne geben sich an die Hautzähne erinnernde Momente zu erkennen. Die Zähne bilden anscheinend Längsreihen, die mit dem zunehmenden Alter von den Seiten her Zuwachs empfangen, *allein diese Längsreihen greifen in die benachbarten ein, so dass daraus dieselbe schräge Anordnung hervorgeht, wie sie bei den Hautzähnen allgemein besteht* (Bd. I. Fig. 65). In völlig gleichartiger Stellung auf dem Kieferrande ist daher immer nur ein Theil der im Gebrauch befindlichen Zähne zu finden, zwischen je zweien derselben findet sich ein anderer, der weiter zurücksteht. Man vergleiche in dieser Hinsicht Fig. 27 mit Fig. 28.

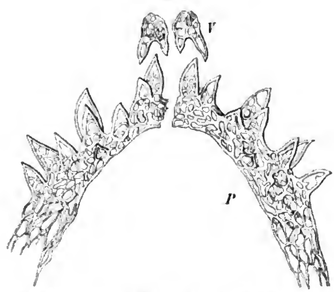
Noch größer als bei Haien ist die Mannigfaltigkeit der Zahnbildungen bei *Rochen.* Wie sich hier die Differenz der Kieferzähne von den dem Integument verbliebenen Hartgebilden, wo solche überhaupt sich erhalten haben, viel bedeutender zeigt, so ist auch im Gebiss derselben eine größere Entfernung vom primitiven Zustande des Gebisses der Haie zu erkennen. Die Einzelbefunde sind außerordentlich mannigfaltig. Die nur bei manchen Haien (Mustelus, Heterodontus) vertretenen Zahnplatten sind allgemeiner bei den Rochen verbreitet, bei denen die Zahnreihen eine Kieferstrecke in dicht zusammenschließender Masse bedecken. Am vollständigsten ist das bei Rhinoptera und Myliobatis ausgeprägt.

Ein näheres Eingehen auf diese zum Theil auch noch der ontogenetischen Aufklärung harrenden Zustände müssen wir uns hier versagen, wollen aber doch darauf aufmerksam machen, wie auch in diesen Einrichtungen den Rochen ihre Stellung als

spätere Formen den primitiveren der Haie gegenüber zuzuweisen ist, wie das von mir vor langer Zeit auch in anderen Einrichtungen begründet ward. Der dieser Aufstellung zu Theil gewordene Widerspruch hat sich einigen Beifalls erfreut und giebt zuweilen auch die Grundlagen ab für manche Specialforschungen mit dem Werthe ihrer der Basis entsprechenden Ergebnisse.

Die reiche Bezahnung der Selachier und Teleostei ist bei Chimären und Dipnoern einer Reduction gewichen, die nur wenige Zahnbildungen zur Entfaltung kommen ließ, aber diese in bedeutendem Umfange. Damit haben sich diese Gebisse zugleich vom gemeinsamen Ausgangspunkte viel weiter als bei den Teleostei entfernt und geben den phylogenetischen Beziehungen ihrer Träger bedeutsamen Ausdruck. Nur in den manchmal sehr bedeutenden Zahnplatten mancher Teleostei, besonders fossiler Formen, findet sich eine entfernte Ähnlichkeit. Den *Chimären* kommen jederseits am Cranium zwei, am Unterkiefer je ein scharfkantiger Zahn zu. Unter den *Dipnoern* besitzt Ceratodus oben gleichfalls je zwei Zähne, davon der größere hintere kantige Vorsprünge trägt, die mit eben solchen eines ähnlich gestalteten Zahnes in jeden Unterkiefer eingreifen. Sie sind keineswegs durch die bei Ganoiden und Teleostei hauptsächlich die Zähne tragenden Knochen gestützt. *Jene Knochen selbst sind vielmehr Theile der Zähne.* Man deutet sie oben als Vomer und Pterygopalatinum (Fig. 29 *V*, *P*), unten als Operculare. *Ihren Anfang nehmen sie von einer größeren Zahl conischer Einzelzähne von discreter Genese* (R. SEMON), aber sehr bald treten sie in basalem Zusammenhang durch Maschen von Knochengewebe, welches bei der Weiterentwicklung der Einzelzähne auch die schließliche Concrescenz der Zahnsockel bedingt (Fig. 29). Für diese Concrescenz bestehen auch manche Vorläufer, wie z. B. bei den fossilen Ctenodipterinen.

Fig. 29.



Gebiss des Oberkiefers von Ceratodus juv. *P* Gaumenplatte. *V* Vomer. (Nach R. SEMON.)

Die an Ceratodus beobachteten Thatsachen werfen auch helles Licht auf die ähnlichen Zahnbefunde von Protopterus, bei welchem aber hinter zwei kleineren Zähnen zwei größere die Gaumenregion einnehmen. Diesen wirken zwei Zähne des Unterkiefers entgegen, wie die des Gaumens mit schräg leistenförmigem Relief der Kaufläche.

In diesen Zahnbildungen der Dipnoer besteht auch Concrescenz mit den sie

tragenden Knochen, wie diese ja auch aus einer von den ursprünglichen Einzelzähnen ausgehenden Grundlage entstehen. Die Leistenvorsprünge scheinen *schrägen Reihen von Einzelzähnen* zu entsprechen, wie es bei manchen fossilen Formen (Ctenodus tuberculatus) angedeutet wird. Darin bestände ein Anschluss dieser mächtigen, secundär entstandenen Zahneinheiten der Chimären und Dipnoer, die, für sich betrachtet, nur Probleme bilden, an andere Fische. Aber weder Ganoiden noch weniger Teleostei können hier in Betracht kommen, sondern höchstens die Selachier, wenn auch dahin kein directer Weg führt, und in dem Bestehen eines bei Selachiern nicht einmal verbreiteten Gaumengebisses eine tiefe Kluft zwischen jenen kund wird. Die Urzustände des Gebisses für Chimären und Dipnoer werden sonach in viel älteren Formen zu suchen sein. Das Fehlen eigentlicher Kieferzähne bildet gleichfalls eine Eigenthümlichkeit der genannten Abtheilungen, so dass die schon den Selachiern erworbene Bildung hier noch aussteht.

Wenn die Genese des Gebisses der Dipnoer auf Grund *basaler Concrescenz von Einzelzähnen* erfolgt, so kann am Unterkiefer nur medial, mit der Entstehung eines Operculare (Spleniale) zusammenhängend, nicht an einem Dentale jene Ausbildung stattfinden, denn hier allein an der medialen Unterkieferfläche sind größere Reihen von Zähnen verfügbar (vergl. Selachier). Dafür besteht aber nur in der Gaumenregion functionell ein Antagonismus, und diesem entspricht die Ausbildung des palatinen Gebisses. *So wird die große Eigenthümlichkeit dieser Zahnbildungen erklärbar.*

Die Erscheinung der primitiven Gebissbildung bei Ceratodus ergiebt uns darin keinen so ganz indifferenten Zustand, dass nur die Stellen der künftigen Einheitzähne den Besatz von einfachen Zähnen erhalten. Er geht nicht über jene Örtlichkeiten hinaus. Bei Ganoiden und Teleostei findet ein Zahnbesatz an vielen anderen Stellen der Mundhöhle, sogar weiterhin in der Kiemenhöhle statt, und vor Allem in den Kiefern selbst. Da nun weder das Dentale des Unterkiefers noch andere als mediale Theile an der oberen Kieferregion bei den Dipnoi Zähne erhalten, die Existenz eines Dentale jedoch zwingend auf eine ihm ursprünglich zukommende Bezahnung hinweist, da es eben aus einer solchen hervorging, so muss daraus geschlossen werden, dass den Dipnoern eine weitere Verbreitung der primitiven Zahnbildung zukam. Die Ontogenese bei Ceratodus bietet die ersten Zustände der aus basaler Concrescenz entstehenden größeren Zahnbildungen und darin nicht mehr den ursprünglichen Befund. Alle anderen Zähne sind verschwunden, wohl im Wettbewerb mit den zu mächtigerer Leistung gelangenden Complexen oder vielmehr Zahnconcrescenzen, deren Einzelzähne von einer wahrscheinlich viel ausgedehnteren Anlage kleiner Zahngebilde hier allein noch entstanden sind.

Fig. 30.



Unterkiefer mit den beiden Zähnen von Ceratodus.

Die Geschichte der Zahnbildung bei Dipnoern bietet auch manche Berührung

mit Fragen, die am Kopfskelet von Bedeutung sind. Sie können hier nicht Erörterung finden. Erwähnt sei nur, dass das Operculare (Spleniale) des Unterkiefers seine Vertretung in dem mächtigen Zahne des letzteren hat, womit ich zugleich meine Angabe in Bd. I, S. 360 verbessernd vervollständige.

Das Ergebnis der Entwicklung der Zähne bei Dipnoi steht scheinbar im offenen Gegensatz zu dem Gebisse der Selachier. Hier discrete Gebilde am Anfang wie am Ende, dort Concrescenz, welche zu nur wenigen aber großen Zähnen führte. Trotz dieses starken Contrastes lasse ich doch die Dipnoi den Selachiern unmittelbar folgen, weil für die Anlagen bei Dipnoi noch höchst einfache Zahnformen bestehen. Diese sind nicht von Befunden abstammend anzusehen, welche die übrigen Fische auszeichnen, von einer Differenzirung, die dort überall Platz greift. Die Dipnoi stehen dadurch einem alten Zustand viel näher, wenn auch ein großer Theil der primitiven Bezahnung völlig verschwunden ist. Die Ausbildung der Concrescenzen erfolgte gewiss unter dem Einflusse des Nahrungsmaterials, vegetabilischer Substanzen, welche zermalmt werden müssen. Dem entsprechen die mächtigen Producte der Concrescenz, und für jene Action gewinnen die Einzelzähne keine Bedeutung: sie bestehen nicht mehr, nicht einmal in der Anlage, indem sie für bleibende Zahnbildungen keine Verwendung finden konnten. Aber der niedere Zustand darf doch nicht als ein primitiver Ausgangspunkt gelten, denn es besteht bei den Dipnoern nichts mehr von einem Anschluss an die Zähnchen des Integumentes, welcher uns bei Haien so prägnant entgegentrat und als der Anfang für alle Zahnbildungen in der Mundhöhle zu gelten hat.

Die bei den Haien noch nachweisbare Gleichartigkeit der Zähne mit Hautgebilden geht, wie schon bei Dipnoern, auch in den höheren Abtheilungen verloren, indem die einmal zu Zähnen gewordenen Organe sich ihrer speciellen Function immer mehr angepasst und die Erhöhung derselben durch mancherlei neue Verhältnisse erworben haben.

Bei Knochen-*Ganoiden* und *Teleostei* sind die Zähne vom primitiven Zustande weiter entfernt, und auch ihre Verbindung ist eine andere geworden, indem sie den betreffenden Skelettheilen, wenn auch häufig nur lose, angefügt sind. Sie sind dabei in bedeutenderer Verbreitung in der Begrenzung der Mund- und der Kiemenhöhle anzutreffen.

Außer dem Kieferknochen (Maxillare, Prämaxillare und Dentale des Unterkiefers) können die Gaumenbeine, der Vomer, das Parasphenoid, die Pterygoidea, endlich das Zungenbein und die Kiemenbogen Zähne tragen (z. B. bei Salmoniden). Von den Kiemenbogen ist es vorzüglich der hinterste, dessen Hälften auf einfache Platten reducirt sind, an denen Zahngebilde verbreitet vorkommen. Auch an den dorsalen Stücken von Kiemenbogen (*Ossa pharyngea sup.*) finden sich fast immer Zähne vor. Durch den Anschluss an ursprünglich knorpelige Skelettheile empfängt die Function eine Sicherung, aber auch dem Skelettheile selbst wird daraus eine seinen Werth erhöhende Veränderung zu Theil, indem durch diesen Zahnanschluss die erste Verknöcherung des Skelets, zunächst am Kopfe, sich einleitet. Darauf ward schon früher hingewiesen (Bd. I, S. 200). Der Zusammenhang der Zähne mit den Kiefern und anderen zahntragenden Knochen bezeugt jenen Vorgang, welcher jedoch nicht allgemein sich erhält. Es entspricht der Bedeutung des Zahnes sein Ersatz im Falle seines Verlustes, und daraus geht

secundär die Selbständigkeit der Genese des Zahnes hervor, die zur Anlage von Serien von Zahnkeimen führt.

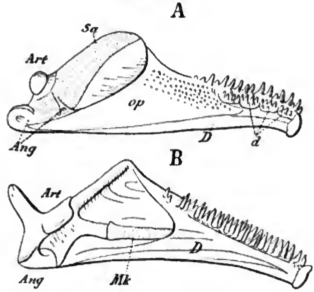
Bezüglich der Formen und des Umfanges der Zähne herrscht die außerordentlichste Mannigfaltigkeit gemäß der großen Verschiedenheit der Nahrung und ihrer Aufnahme. So bieten sich in der Kopfdarmhöhle vieler Fische von allen Seiten her Organe zum Zerkleinern und Festhalten der Beute, der auch durch die Richtung der Zähne nach hinten ein Entweichen unmöglich gemacht ist.

Am häufigsten waltet die Kegelform, bald rein, bald mit seitlicher Abplattung, letzteres besonders an den Kiefern. Meist ist die Spitze hakenförmig einwärts gekrümmt: fast cylindrische Formen fehlen gleichfalls nicht und finden sich oft von bedeutender Feinheit, während platte Formen (Pflasterzähne) häufig Verbreitung besitzen. Bald ist die Anordnung in einfachen, bald in mehrfachen Reihen, oder es bestehen Gruppen oder größere Haufen, besonders bei den feinen Zähnen (Bürstenzähne). Gruppen etwas stärkerer Zähne stellen die Hautzähne vor. Fast allgemein ist die Bezahnung bei einer und derselben Art an den verschiedenen Localitäten verschieden, bei vielen kommen mannigfaltige Formen vor und lehren, wie verschiedenartig die Leistungen der einzelnen Theile der Kopfdarmbegrenzung sein können. Der allmähliche Verbrauch wird auch hier durch einen Ersatz gedeckt, indem meist neben den in Function stehenden neue in der Bildung getroffen werden. Zuweilen geschieht die Entwicklung in Einsenkungen der Schleimhaut, die selbst unter dem alten Zahn sich fortsetzen kann. Dieses Verhalten ist an *Einsenkungen des Epithels* geknüpft. Indem Erhebungen der Schleimhaut die Zahnpapillen entstehen lassen, aus denen das *Dentin* entsteht, kommt vom Epithel her die *Schmelzbekleidung* zu Stande, und wo die Zahnpapille in Anpassung an die gegebene Räumlichkeit, man denke sich etwa durch bestehende Zähne veranlasst, nur in der Tiefe neu entstehen kann, senkt sich ein Epithelfortsatz dahin ein und bildet über der Papille eine Decke, aus welcher, vom Mutterboden sich abschnürend, ein den Schmelz erzeugendes Organ entsteht. Dieses *Schmelzorgan* ist also an Bedingungen geknüpft, unter denen es schon bei Knochenfischen beobachtet wurde (FR. HEINCKE), wohl auch schon bei Ganoiden vorkommt. Es ist aber hier keineswegs schon eine allgemeine Einrichtung, sondern nur an bestimmten Örtlichkeiten gegeben, wo der Zahnersatz in der Regel für größere Zähne an tieferen Stellen seinen Ausgang nehmen muss. Im Übrigen liefert das continuirliche Epithel der Schleimhaut auch den Schmelz der Zähne, wenn er nicht gänzlich fehlt, wie für einzelne Fälle angegeben wird.

Für die am Unterkiefer bestehende Bezahnung kommt es erst allmählich zu dem die Teleostei charakterisirenden Verhalten, indem noch bei Amia (Fig. 31 *A*) eine Mehrzahl von zahnbesetzten Knochen besteht. Außer dem eine Zahnreihe tragenden Dentale kommen nach innen davon mehrere, wiederum zahnbesetzte Platten (*d*) vor, und auch das Operculare ist mit Rudimenten von Zähnen besetzt. Nur die dem Dentale zugehörigen Zähne bleiben bei den Teleostei erhalten (*B*), und auch hier ist die Reihe keineswegs ganz regelmäßig, indem in verschiedenem Maße Ersatzzähne sich eindrängen.

Von den an der Innenseite der Kiemenbogen sich bildenden Zähnen gehen neue Einrichtungen aus. Bei vielen Teleostei sind sie in einzelne, große Massen feiner Zähnchen umfassende Haufen gruppirt. Sie bilden Stachelpolster, welche zum Festhalten der Nahrung oder auch zur Zerkleinerung derselben dienen, wobei besonders jene der Ossa pharyngea sup. mit denen der Ossa pharyngea inferiora zusammenwirken. Bei einiger Verlängerung der auf den freien Strecken der Kiemenbogen aufgereihten Zähnchen und schräger nach vorn gerichteter Anordnung derselben ändert sich die Function, und die Zähnchen legen sich als ein Gitter vor die innere Öffnung der Kiemenspalte. Bei bedeutender Vermehrung der Zahl und Umwandlung der Zähnchen in schlanke knöcherne Stäbchen entsteht ein Filtrirapparat, welcher dem Wasser den Durchgang gestattet, während er Nahrungstheile zurückhält. Solche Einrichtungen kommen schon bei *Selachiern* zu Stande (Selache maxima). Unter den *Ganoiden* besitzt sie Polyodon, wo sie an der Vorderseite der Kiemenbogen an derselben Stelle entspringen, welche bei Acipenser weiche Papillen trägt. Unter den *Teleostei* begegnen wir ihnen bei Clupeiden in bedeutender Ausbildung.

Fig. 31.



Mediale Seite des Unterkiefers *A* von Amia calva, *B* von Gadus morrhua. Bezeichnung wie Bd. I, Kopfskelet.

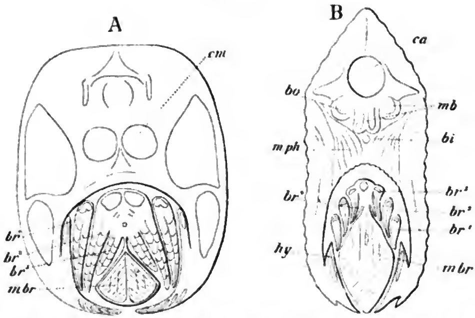
Die Verbreitung der Zähne an den verschiedenen Örtlichkeiten ist manchem Wechsel unterworfen, bald fehlen sie an diesem, bald an jenem Theile, und häufig ist durch Ausbildung an der einen Stelle der an einer anderen Stelle vorhandene Mangel physiologisch compensirt. Der Defect kann auch die gesammte Bezahnung treffen, wie das bei einzelnen Gattungen verschiedener Familien der Teleostei vorkommt, auch bei den Lophobranchiern. Unter den Ganoiden sind die Störe hier zu nennen, von welchen bei Acipenser der Verlust von Kieferzähnen sehr frühzeitig erfolgt, indess er bei *Polyodon* an eine spätere Periode geknüpft ist und junge Thiere die Kiefer mit kleinen Zähnen besetzt zeigen.

§ 280.

Bei allen gnathostomen Fischen kommt für die Kopfdarmhöhle eine nähere Beziehung des Bodens derselben mit deren Decke zu Stande, dergestalt, dass ventrale Theile des Kiemenskelets dorsalen Theilen benachbart zu liegen kommen. Das ist schon bei Selachiern und Dipnoern der Fall, hat aber bei den ersteren für die Bezahnung keine große Bedeutung, nachdem dieselbe exclusiv den Kiefern

zugetheilt ist. Für die Dipnoer dagegen haben wir bereits eine größere Ausdehnung der Bezahnung in Concurrenz mit jenem Verhalten des Kiemenskelets oben gewürdigt. *Ganoiden* und *Knochenfische* geben in der functionellen Bedeutung dieses den *Kiemenapparat gegen die Basis cranii drängenden Verhaltens den Zusammenhang mit der auf den Kiemenbogen sich entwickelnden Bezahnung* aufs klarste zu erkennen. In nebenstehender Figur zeigt sich die Lagerung des Kiemenapparates zum Kopfe, in *A* mehr verbreitert, in *B* mehr von den Seiten her

Fig. 32.



Querschnitt durch den Kopf *A* von Salmo salar, *B* von Dentex. In beiden je die vordere Fläche des Durchschnitts. br^1 br^2 br^3 br^4 Kiemen. *hy* Hyoid. *mbr* Kiemenmuskeln. *cm* Augenmuskulatur. *bo* Bulbus oculi. *mb* zugehörige Muskeln. *mph* Muskulatur des Pharynx. *bi* Basis cranii. *ca* Schädelhöhle.

zusammengedrängt, in beiden Abbildungen lateral umfasst vom Kiemendeckel und den diesem zugehörigen Theilen, welche zugleich ventral und median den Zugang zur Kiemenhöhle zwischen sich wahrnehmen lassen. Wenn nun auch am Kiemenapparate die Ausdehnung der bei Selachiern auf die Kiefer beschränkten Bezahnung Platz gegriffen hat, kommen bei Ganoiden und Teleostei *zweifache Bildungen, auf die Bewältigung und Zerkleinerung der Nahrung wirkend*, zu Stande. In der erstgenannten Richtung, mehr dem Erfassen der Nahrung dienend, ist das Gebiss der Kiefer thätig, in mannigfaltiger Gestaltung der Zähne, mit Vorwalten der konischen Form.

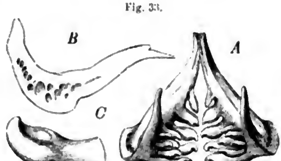
Für die Zerkleinerung werden vorwiegend die Zahnbildungen am Kiemenapparat wirksam, welche in der Regel durch kleinere, häufig nur platte Hartgebilde in verschiedener Zahl und Anordnung sich darstellen, theils an den oberen Gliedstücken der Kiemenbogen (Ossa pharyngea superiora), theils an dem letzten rudimentären Kiemenbogen (Ossa pharyngea inferiora), hier zunächst in besonderer Differenzirung. Man vergl. hierüber Bd. I, Fig. 276 *A*, *B*, wo eine Verschiedenheit des Zahnbesatzes am letzten rudimentären Kiemenbogen sichtbar ist. Dasselbe siehe auch in Fig. 274, in welcher außerdem noch Ossa pharyngea

superiora linkerseits nach der Seite gelegt, rechterseits in ihrer natürlichen Lage dargestellt sind. In den Bewegungen dieser Theile, dorsaler und ventraler zu einander, vermag man sich die Wirkung vorzustellen, welche von jenen der Kiefer entfernt nach hinten an den Beginn des Pharynx verlegt ist.

Auf diese Verhältnisse muss auch die Entfaltung des Kiemenskelets bezogen werden, die Stärke und Verbindungsart der Glieder der einzelnen Bogen und die Art ihres ventralen Zusammenhanges. Sie sind nicht bloße Stützen der Kiemen, sondern haben in der Begrenzung des zur Kiemenhöhle gewordenen Kopfdarmes für die Ausbildung von Zähnen Bedeutung erlangt. Dadurch contrastiren die sehr schwachen, wenig differenzirten Kiemenbogen der Dipnoi mit dem bei Ganoiden und Knochenfischen in großer Mächtigkeit bestehenden Apparate. Denn bei den Dipnoern hat sich die gesammte Bezahnung auf die oben geschilderten Zahnconcrescenzen beschränkt, an denen die Kiemenbogen keinen nachweisbaren Antheil haben, indess bei Ganoiden und Knochenfischen das Kiemenskelet auch an der Bildung des Gebisses in oft sehr bedeutender Weise betheiligt ist. Diese für die Physiologie der Kaufunction sehr wichtigen Verhältnisse sind bis jetzt fast gar nicht gewürdigt worden und entbehren für ihre mannigfachen Zustände noch jeder genaueren anatomischen Prüfung, die auch die Muskulatur zu umfassen hätte.

Etwas genauer sind aus jenen verbreiteten Einrichtungen entstandene Organisationen bekannt, in welchen der fünfte nur rudimentär erhaltene Kiemenbogen als *Os pharyngeum inferius* die Hauptrolle spielt. Sein bereits von uns beachteter Zahnbesatz kommt bei *Cyprinoiden* zu bedeutender Entfaltung, und die Zähne sind auch in ihren Formen bei der Unterscheidung der Arten von Wichtigkeit. Die im Ganzen vor- und aufwärts gerichteten Zähne (Fig. 33 *A*) sind dem Knochen synostotisch verbunden und wirken gegen eine neue Einrichtung, die zwar gleichfalls vom Epithel ausgeht, aber durch Verhornung desselben geliefert wird. Ein bedeutender auf Durchschnitten zwei Schichten erkennen lassender abgerundeter Vorsprung von bestimmter Gestalt ist in eine basale Einsenkung des Craniums eingelassen und leistet mit seiner harten Fläche den genannten Zähnen die Gegenwirkung. Alles zeigt an dieser Einrichtung eine erhöhte Funktion zur Zerkleinerung des Nährmaterials. Der hier gegebene Apparat bietet einen Ersatz für das übrige Gebiss, welches bei diesen Physostomen zu Grunde gegangen ist. Die hornige Kauplatte nimmt die Stelle der Ossa pharyngea superiora ein, die sonst bei anderen Fischen in ähnlicher Art fungiren, aber die *Neugestaltung lässt in ihrer Vereinfachung auch eine functionell viel höhere Stufe erkennen*, da die Fixirung der Kauplatte der bei den Ossa pharyngea bestehenden Muskelwirkung nicht benöthigt

Fig. 33.



A die beiderseitigen letzten Kiemenbogenrudimente mit Zahnbesatz von Barbus vulgaris von hinten und oben gesehen. *B* eines in seitlicher Ansicht. *C* ein einzelner Zahn. (Aus HECKEL und KNER.)

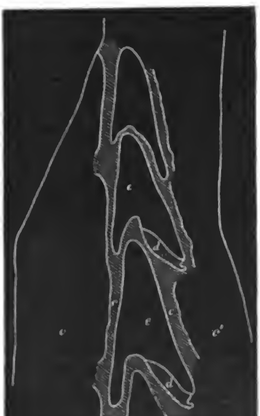
und den massiven Zähnen der Ossa pharyngea inferiora eine viel bedeutendere Wirkung zukommt, als dem Zahnbesatz des homologen Knochens anderer Fische.

Die für die *Teleostei* als Regel aufgestellte Ausbildung der Zähne auf einer Skeletunterlage besitzt manche Ausnahme. Auch bei den Haien besteht ein solcher Ort, wo Zähne ohne jene Unterlage vorkommen, an dem Raume zwischen den beiderseitigen Kieferstücken.

Die Verbindung der Zähne der Teleostei mit der Unterlage geschieht auf sehr mannigfache Art. Nicht selten besitzen sie nur eine Verbindung mit der Schleimhaut, was bei jüngeren Zähnen sehr verbreitet ist. Bei anderen sitzt der Zahn durch weicheres Gewebe dem Knochen oder einem sackartigen Vorsprunge desselben auf, *die Zähne können dann sogar beweglich sein*, wie z. B. die oberen bei Esox, wo sie sich nach hinten legen, und damit den Ingesta den ferneren Weg gestatten, für den die Umkehr mit Aufrichten der Zähne gehemmt wird.

Meistens verschmilzt die ossificirende Basis mit dem Knochen, in allen Befunden ergeben sich bezüglich der feineren Verhältnisse beträchtliche Modificationen. Eine innige Verbindung des Zahnes mit dem bezüglichen Knochen wird durch Erhebung der die Verbindungsstelle des Zahnes umgebenden Knochenpartie vermittelt, oder es ist (selten) der Zahn mit einem Wurzelstücke in eine Höhlung des Knochens eingesenkt.

Fig. 31.



Theil eines Dünnschliffes vom Dentale von Pseudoscarus coeruleus. c Cement. d Dentin. e Schmelz. o Knochen. (Nach Boas.)

Aus dem unendlichen Formenreichthum der Zahngebilde der Fische heben sich manche extreme Zustände heraus. Von solchen erwähnen wir die mächtigen Hakenzähne von Chauliodus, die mit Widerhaken ausgestatteten von Trichiurus etc.

In weiterer Entfernung von dem primitiveren Verhalten des Gebisses finden wir manche die Bedeutung der Gesammtheit der Zähne erhöhende Einrichtungen, die wieder eng mit einer Steigerung der Leistung des Einzelzahnes verknüpft sind. Die *Scariden* bieten schon als Pharyngognathen in der Concrescenz der beiderseitigen letzten Kiemenbogen (Ossa pharyngea inferiora) eine für die Function dieses zahntragenden Skelettheiles wichtiges Verhalten, welches in der Gegenwirkung mit dem Zahnbelage der oberen Schlundknochen zur Wirkung kommt.

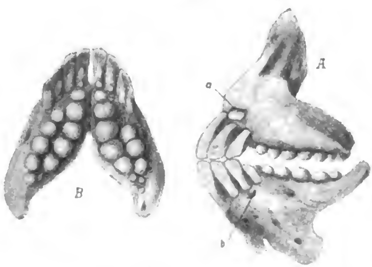
Hier, wie an den Kiefern selbst, sind die Einzelzähne aus Zahnpapillen entstanden, zu welchen das Epithel der Schleimhaut als Schmelzorgan sich einsenkt. Am Dentale geschieht das von außen, am Oberkiefer von innen her, aber in beiden Kiefern kommen die Zahnanlagen, wenigstens die dem Ersatze dienenden, *im Innern der Knochen* zu Stande, indem mit der Zahnbildung sehr complicirte Wachsthumsvorgänge an den Kiefern bestehen. Die serienweise, in gemeinsamen Alveolen sich ausbildenden Zähne kommen gegen den Köperrand zu bald mit einzelnen Durchbrechungen

zum Vorschein und gelangen mit dem Verbrauche des fungirenden Gebisses zum Kieferrand selbst. Dabei ist noch im Inneren der Kiefer die Sclerosirung der Papille erfolgt, und das Cement verbindet die Einzelzähne sowohl mit den Kieferknochen als auch unter einander, wie solches in Fig. 34 zu sehen ist. Dann stellen sie *eine einheitliche Bildung* vor; wenn auch in den Kronen noch die Bestandtheile des Gebisses sich erkennen lassen, so erfolgt doch im Gebrauche die gemeinsame Abnutzung, und bei der Cementverbindung mit den Kiefern ward die Scheidung von den letzteren unbestimmt. Das Kieferwachsthum bringt successive neue Zahngenerationen an die Kaufläche und ersetzt stetig den Verlust, der durch die Wirkung auf resistente Nahrung (wie z. B. Crustaceen) sich einstellt. Damit im Zusammenhang steht auch die oft sehr bedeutende Mächtigkeit des Schmelzes (Fig. 34 *e*).

Dasselbe Verhalten bieten auch die Schlundkiefer. Reihen von Zähnen sind auch hier zusammengeschlossen und bilden eine Einheit, welche, vorn verbraucht, hinten Zuwachs erhält und in gleichem Maße auch das Skelet daran theilnehmen lässt. In dem gesammten Zahnapparate der *Scaroiden* spricht sich die *Herstellung von größeren Einheiten* aus. Die *Einzelzähne nehmen nicht nur ihre discrete Entstehung, sie bleiben auch discrete Gebilde, aber sie werden durch das Cement sowohl als auch durch das Verhalten der Knochen zu einheitlichen Bildungen geführt*, in welchen ihre Function sich steigert. Dadurch kommt es zu einem Gegensatze zu anderen Fischen, auch zu den Dipnoi. Es ist nicht die Concrescenz aus Einzelzähnen, die damit ihre morphologische Individualität verlieren; diese bleibt vielmehr bis zum Untergang bewahrt, wenn sie auch durch Cementvereinigungen nur in der Gemeinsamkeit wirken.

Wie hier größere Mengen von Einzelzähnen in eigener Art zu gesteigerter Wirkung kommen, so kann auch eine Minderzahl durch besondere Ausbildung dem gleichen Ziele zustreben. Wir nehmen aus zahlreichen Beispielen in dieser Hinsicht das Gebiss der *Sparoiden* in nähere Betrachtung. Bei Sparoiden sind die Vorderzähne des Prämaxillare und des Dentale — beides die Kiefertheile vorstellend — mit meißelartigen, den Incisores der Säuger ähnlichen Zähnen versehen, die mit einem Wurzelstück in den Knochen eingekeilt erscheinen. Dahinter folgen, oben wie unten, mehrere Reihen von ansehnlichen Pflasterzähnen (Fig. 35), welche auch in manchen anderen Familien verbreitet sind.

Fig. 35.



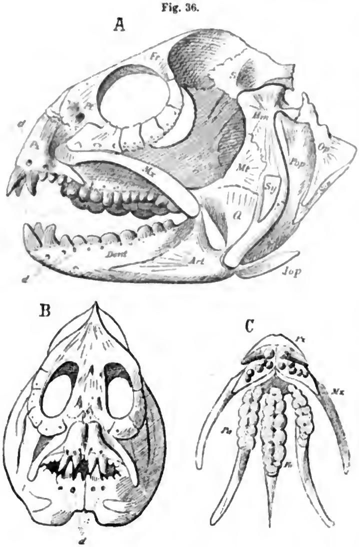
Gebiss von Sparus. (1/1.) *A* Prämaxillare und Dentale von der linken Seite. *B* Prämaxillare von unten. *a* ein Zahn im Durchbruch. *b* Stelle, an welcher ein zweiter Durchbruch sich vorbereitet.

Wir erwähnen diese Zahnbefunde, welche für sich Interesse zu bieten vermögen, vorzüglich als ein Beispiel von der engen Verknüpfung der Entstehung der Zähne mit den Kiefern. Die ursprünglich auch bei vielen Teleostei an der Oberfläche der betreffenden Knochen entstehenden Zähne kommen mit ihren Anlagen auch hier ins Innere iener Knochen zu liegen, wo es sich um besondere Ausbildung der Zähne,

auch bezüglich des Volums handelt: *die Zähne entwickeln sich im Inneren der Knochen*, und kommen, an Volum gewinnend, zum Durchbruch, wo die Knochensubstanz des Kiefers zerstört wird. Ein solcher Ersatzzahn ist in Fig. 35 A bei *a* sichtbar, während bei *b* ein anderer Durchbruch beginnt. Für die mächtigen Mahlzähne waltet der gleiche Process, aber es scheint die mediale Körperfläche zu sein, an welcher die Einsenkung der Anlage sich ausbildet. Auch in Fig. 36 A, B sind bei *d* solche den Durchbruch von Ersatzzähnen andeutende Stellen zu sehen. Mit dem ganzen hier nur kurz gegebenen Vorgang des Zahnersatzes ist ein großartiger Wechsel des Knochengewebes der Kiefer verknüpft, Zerstörung und Aufbau des Knochens, wodurch diese Fälle mit jenen an der Oberfläche der Kiefer sich abspielenden in starkem Contraste stehen.

Außer diesem auch bei anderen Teleostei hin und wieder vorhandenen Verhalten ist es bei den Sparoiden die *Erhaltung der Individualität der Einzelzähne*, welche im Gegensatz zu den vorher betrachteten Scariden nicht in größeren Complexen aufgehen.

Fig. 36.



Kopfskelet von Anarrhichas lupus mit der Bezahnung. (1/2.) *A* von der linken Seite. *B* von vorn. *C* Gaumenskelet von unten. *Fr* Frontale. *Pf* Präfrontale. *Px* Prämaxillare. *Mx* Maxillare. *Hm* Hyomandibulare. *Mt* Metapterygoid. *Q* Quadratum. *Sy* Symplecticum. *Pop* Präoperculum. *Op* Operculum. *Sop* Suboperculum. *Jop* Interoperculum. *Art* Articulare. *Dent* Dentale. *Pa* Palatinum. *Vo* Vomer. *d* Durchbruchsstellen von Ersatzzähnen.

Die mehrfachen aufgeführten Beispiele lassen die Mannigfaltigkeit der Instanzen verstehen, welche bei der Formation des Gebisses der Fische im Spiele sind. Sie alle sind *beherrscht von der Function bei Bewältigung der Nahrung* durch deren verschiedene Quantität.

Außer den in der Gestalt und auch in der Structur der Zähne liegenden mannigfaltigen, hier nicht weiter aufzuführenden Eigenthümlichkeiten besteht auch ein *Einfluss der Bezahnung auf das Kopfskelet*, welcher in Anpassungen sich verändert. Die Bedeutung solcher Anpassung kommt nicht bloß an einzelnen Bestandtheilen des Kopfskelets zum Ausdruck, sondern auch *an dessen Gesammtheit*. Wo die Bezahnung verloren ging, bieten die bezüglichen Knochen nicht nur schwächere Formen, sie können auch selbst in Verlust gerathen, wenn nicht andere Einrichtungen in compensatorischer Wirkung aufgetreten sind. Wie

schwache Zahnbildungen mit der Skeletgestaltung in engem Zusammenhange stehen, lehrt zum Beispiel Fig. 217 (Bd. I), und aus vorstehender Fig. 35 können wir das Gegentheil erkennen. Die bedeutende Volumsentfaltung des Zahnbesatzes am Gaumen wie an den Kiefern ist von entsprechender Ausbildung der Knochen begleitet, und es kommt dem gesammten Kopfskelet eine derbere Beschaffenheit zu, denn es handelt sich bei dem Gegeneinanderwirken des Gebisses auch um Entfaltung der Muskelaction und demgemäß auch um die Vergrößerung ihrer Verbindungsstellen mit dem Skelete. Von da aus wird auch das Nervensystem peripherisch beeinflusst. Es kommen auch von der Bezahnung entferntere Regionen in Mitleidenschaft und es hat die Anpassung sich weithin erstreckt. Sie hat ihren Anfang an der Nahrung, dem Quale und Quantum derselben, und wirkt von da aus auf die Umgestaltung des Organismus. Diese zuerst an den Zähnen morphologischen Ausdruck findende Erscheinung beherrscht die Organisation aller Gnathostomen in mannigfaltiger Weise und fand hier bei den Fischen etwas genauere Behandlung, um, dieses voraussetzend, unsere Darstellung bei den übrigen auf das Gebiss beschränken zu dürfen.

OWEN, Odontography. London 1844. Art. Teeth in Cyclopaedia IV. L. AGASSIZ, Poissons fossiles. Neufchatel. STERNFELD, (Hechtzahn). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. L. JURINE, Sur les dents et la mastication des poissons appelés Cyprins. Mém. de la Société de Phys. et d'hist. nat. Genève. T. I. 1821. J. V. BOAS, Die Zähne der Scaroiden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXXII. F. HEINCKE, Unters. über die Zähne niederer Wirbelthiere. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XXIII.

Über die kammartig erscheinenden Zähnchen der Kiemenbogen und deren Structur bei Selache maxima s. TURNER, Journal of Anatomy and Phys. Vol. XIV. O. HERTWIG, Über den Bau und die Entwickl. der Placoidschuppen und die Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr. Bd. VIII. CH. TOMES, On the Structure and Development of vascular dentine. Philos. Transact. Vol. CLXIX. 1878. P. TREUENFELS, Die Zähne von Myliobatis aquila. Diss. Breslau 1896. R. SEMON, Die Zahnentwicklung des Ceratodus Forsteri. Zoolog. Forschungsreisen. Jen. Denkschriften IV. G. A. BRACKEL, De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disquisitiones microscopicae. Diss. Dorpati Liv. 1858.

Amphibien.

§ 281.

Wie in den Lebensformen der Amphibien eine viel geringere Mannigfaltigkeit als bei den Fischen erscheint, so ist auch dem Gebisse eine mindere Divergenz zu Theil geworden. Wir begegnen nicht mehr einer so großen Mannigfaltigkeit der im Gebisse ausgesprochenen Gestaltung der Einzelzähne und im Reichthum verschiedenartiger Combinationen. Das entspringt aus der geänderten Lebensweise. Die Amphibien sind nicht mehr, wie die Mehrzahl der Fische, Meeresbewohner, bei denen der intensive Kampf ums Dasein für die Bewältigung des mannigfaltigen Nährmaterials die verschiedenartigsten Ansprüche an die Bezahnung stellt. In seichten Gewässern, an flachen Ufern ist die Entfaltung des amphibischen Organismus vor sich gegangen, an welchem zugleich eine bedeutsame Änderung der

Gliedmaßen auftritt, angepasst an eine aus jenem Aufenthalte entsprungene andere Art der Locomotion. Immerhin herrscht noch ein Formenreichthum unter den älteren, fossilen Abtheilungen, wo die Zähne manchmal zu bedeutendem Volum gelangen. Wie bei Fischen ist noch eine größere Zahl von Knochen außer dem Kieferknochen mit Zähnen besetzt, so die Palatina, die Pterygoidea, der Vomer und das Parasphenoid und manche andere, wenn auch diese nur in engerer Beschränkung. Dieses Verhalten steht im Zusammenhange mit der skeletogenen Bedeutung der Zähne, und so sind sie noch bei den Stegocephalen in dieser Beziehung anzutreffen, als von den Knochenfischen direct ausgehende Gebilde (CREDNER), und haben sich auch bei den lebenden Amphibien als die Erzeuger wenigstens des Skelets der Mundhöhle längst erwiesen (O. HERTWIG). Diese hier noch erhaltene *Beziehung zur Osteogenese* lässt die tiefe Stellung der Amphibien um so deutlicher erkennen, als sie für die höheren Abtheilungen verschwindet und nur bei Reptilien im acrodonten Gebisse noch Andeutungen hinterlässt.

Wenn auch in den angeführten Skelettheilen noch eine an Fische erinnernde Ausdehnung der Bezahnung waltet, so ist doch durch das fast gänzliche *Fehlen derselben am Skelete des Kiemenapparates eine bedeutende Änderung ausgedrückt, und es kommt auch nicht mehr zur Gebissentfaltung an den hinteren Kiemenbogen*, zumal diese bereits eine neue, ganz andere Beziehung gewonnen haben, die ihnen die Betheiligung an der Bezahnung verbietet.

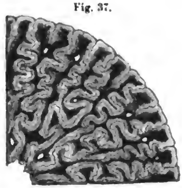
Die Zahl der zahntragenden Skelettheile mindert sich schon in manchen Abtheilungen untergegangener Amphibien, und bei den lebenden sind außer den Kieferstücken Parasphenoid und Palatinum bei Urodelen betheiligt. Bezahnung des Kiefers und des Vomer sind jedoch im Ganzen vorwaltend. Aber die Kiefer besitzen, wie noch keineswegs allgemein bei den Fischen, die Oberhand, und damit ist der Weg beschritten, welcher zur exclusiven Bezahnung dieser Knochen bei manchen Reptilien und den Säugethieren führt. Die nur selten massive Structur des Kopfskelets der Amphibien, in welchem die Erhaltung von Knorpeltheilen noch eine Rolle spielt, lässt auch den Zahngebilden in der Regel einen geringeren Umfang zukommen, und nur selten entfalten sie eine beträchtliche Größe. In der Zahl der Zähne bietet das Gebiss sehr wechselnde Verhältnisse. Auch ein Verlust der Zähne besteht in einzelnen Abtheilungen. So fehlen die Kieferzähne bei Siren, wo ihre Stelle durch Gebilde anderer Art eingenommen wird. Auch völliger Schwund der Zähne besteht (Bufo, Pipa).

Bezüglich der Form und Structur der Zähne herrschen vielfach sehr einfache Befunde. Als einfache Hohlkegel stellen sich die Zähne von Branchiosaurus dar. So sind sie auch bei manchen anderen, auch unter den Lebenden, mit einzelnen untergeordneten Modificationen. Die meist einwärts gekrümmte Spitze läuft bei den meisten Urodelen und bei den Anuren in zwei Zacken aus. Wie schon bei manchen Fischen, gewinnt der Zahnkegel an Stärke durch *Faltungen der Dentinschicht*, welche vom Zahnsockel bis zur Spitze oder doch gegen dieselbe verlaufen. Solche Zähne sind bei *Stegocephalen* vorhanden mit anderen, welche an bestimmten Stellen noch ohne Faltungen bestehen. Die Faltung steht mit der Größe des Zahnes

im Zusammenhang, indem sie ihn erst nach Erreichung einer bestimmten Größe trifft. Sie geht von der Zahnpapille aus und setzt sich in den Sockel fort, wo die Papille nicht mehr einheitlich besteht, sondern in Gewebszüge maschenförmig aufgelöst ist, zwischen denen ein Netzwerk von Hartsubstanz (Osteodentin) in das Kieferskelet übergeht.

Die in einer Anzahl verschiedener Stegocephalen wahrgenommene Faltenstructur des Zahnes gewinnt eine bedeutendere Ausbildung (Sclerocephalus) in der Zahl der Falten, aber in anderen Abtheilungen fossiler Amphibien eine Complication, indem die primären Falten nach innen zu noch secundäre Faltungen tragen. Jede äußerlich einfache Falte setzt sich nach innen in kleinere fort, und der ganze Faltenmantel erstreckt sich weit in den Zahn (*Labyrinthodonten*, Fig. 37). Wie schon an den einfacheren Faltenzähnen, erstreckt sich eine basal befindliche Cementlage zwischen die Falten hinein. Die letzteren vereinfachen sich immer gegen die schmelzbedeckte Spitze, an welcher der primitive Befund besteht.

Fig. 37.



Ein Theil des Querschnittes eines Zahnes von Mastodonsaurus. (Nach CREDNER.)

Die Anordnung der Zähne erscheint in einfachen oder mehrfachen Reihen (Bd. I, Fig. 231), und nur selten werden größere Knochenflächen von ihnen bedeckt. Der Ersatz findet nach innen von den Reihen in der Schleimhaut statt und beansprucht ein vom Epithel geliefertes *Schmelzorgan*, welchem eine allgemeinere Verbreitung als bei den Fischen zukommt.

Am Unterkiefer kommt auch dem *Operculare*, wie gleichfalls bei manchen Fischen, eine Bezahnung zu; gehäufte Zähne bei Siren, zwei Reihen bei Siredon, nur eine bei anderen Urodelen. Bei den meisten übrigen Amphibien hat es auch diese verloren. Die Bezahnung des Operculare steht mit der Lage des Knochens in Zusammenhang, indem es noch die Mundhöhle begrenzen hilft. (S. von einem Fische (Amia) Bd. I, Fig. 218 A.) — Über die Zähne der Amphibien F. LEYDIG, Die Molche der würtemberg. Fauna. Arch. f. Naturgesch. 1867. SIRENO, Bau und Entw. der Zähne bei Amphibien und Reptilien. Verh. der phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. N. F. Bd. II. O. HERTWIG, Über das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skeletes der Mundhöhle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. C. v. ZITTEL, Handb. d. Paläontologie. I. III. H. CREDNER, Histologie der Faltenzähne der Stegocephalen. Abh. d. K. Sächs. Ges. der Wissenschaften. Leipzig 1893.

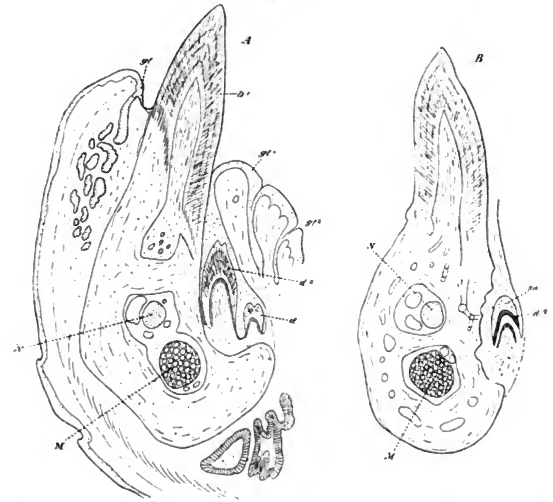
Sauropsiden.

§ 282.

Unter den *Reptilien* bieten massivere Skelettheile die Unterlage für bedeutendere Zahngebilde, welche hier zugleich in größerer Mannigfaltigkeit auftreten. Ihre Vertheilung nimmt bei Eidechsen und Schlangen auch eine größere Anzahl von Knochen in Anspruch (bei untergegangenen Formen trug sogar auch der Vomer

Zähne, Pelycosaurier), eine Minderzahl besteht bei den Crocodilen, indess bei den Schildkröten gar keine Zähne zur Entwicklung gelangen und die hornigen Kieferscheiden deren Function theilweise besorgen. Für den Verbrauch der Zähne besteht allgemein ein Wiederersatz in steter Folge, und die hierzu bestehenden Einrichtungen stehen in Einklang mit dem primitiven Verhalten, wie wir es bei den Selachiern sahen. Wir führen zunächst die *Eidechsen* vor, um daran das ganze Verhältnis des Gebisses etwas genauer darstellen zu können. Bei den Eidechsen sind Maxillare und Prämaxillare, meist auch das Palatinum, nur sehr selten das Pterygoid zähnetragend. Doch fehlen die Gaumenzähne den Ascalaboten, den Varanen, Ameiven, Amphisbänen und Chamaeleonten und einzelnen aus anderen Familien. Am Unterkiefer sind sie überall auf das Dentale beschränkt. Die Gestalt der Zähne ist bald kegelförmig oder cylindrisch mit zugespitzter Krone,

Fig. 38.



Querschnitte durch den Unterkiefer von Eidechsen mit den Zähnen *A* von Platydactylus mit dem Integumente und der Mundschleimhaut, *B* von Polychrus. *D*[1] entwickelter Zahn. *d*[2] Ersatzzahn. *d* ebenso. *gl* Kieferdrüsen. *gl*[1], *gl*[2] Drüsen der Mundhöhle. *so* Schmelzorgan. *N* Nervus mandibularis. *M* Meckel'scher Knorpel.

bald ist letztere mit schneidender Kante versehen. Diese trägt bei Iguana Einkerbungen und ist dadurch mit kleineren Spitzen besetzt. In der Regel besteht nur eine einzige Zahnreihe in Function nach innen, welcher die jüngere Generation folgt.

Die fungirenden Zähne sind mit dem betreffenden Knochen verwachsen, an den Kiefern auch längs deren Innenfläche, was man als *pleurodont* bezeichnet hat (Fig. 38). Die Zahnhöhle communicirt dabei mit Hohlräumen der Kieferknochen. Nach innen und gegen den Grund der Rinne, an deren äußerer Wand die ausgebildeten Zähne befestigt sind, erfolgt die Anlage des Ersatzzahnes (d^1), neben welchem noch ein zweiter Ersatzzahn besteht (Fig. 38 *d*). *Die Ausbildung der Ersatzzähne wird von einer Resorption der Basis* des fungirenden Zahnes begleitet, dessen medialer Theil in gleichem Maße verloren geht. So bleibt ihm endlich nur die Verbindung mit dem freien Kieferrande, das Gebiss ist dann *acrodont*. Von dieser Stelle erfolgt aber später gleichfalls eine Lösung, indess der neue Zahn an die Stelle des alten rückt. Dieser Vorgang ist auch mit Veränderungen der Knochen verbunden. Von diesen verfallen die die Verbindung mit den Zähnen vermittelnden Theile, die einem Zahnsockel verglichen werden können, gleichfalls der Resorption, um für jeden neuen Zahn von Neuem zu entstehen. Bei ausgedehntem Anschlusse des Zahnes an die Innenfläche der Kieferwand entsteht die *pleurodonte* Gebissform.

Von verschiedenen Zahnformen erwähne ich noch die hakenförmig nach innen gekrümmten Zähne von Anguis. Bei Lacerta laufen sie in zwei feine Spitzen aus (Leydig), die auch in der Anlage der Zähne bei Geckonen (Platydactylus, Fig. 38 D^1, d^2) zu beobachten sind.

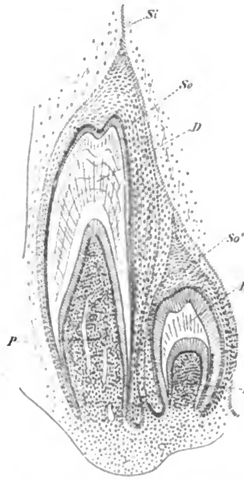
Wie bei den Selachiern die Regeneration des Gebisses an der medialen Kieferfläche erfolgte (Fig. 28) und hier, mit einer epithelialen Einsenkung verknüpft, die neuen Zahngebilde erzeugt werden, während bei Ganoiden und Knochenfischen vielerlei Modificationen dieses Verhaltens Platz griffen, so erscheinen die Reptilien jenem ersten Zustande genähert, und die Keime der Ersatzzähne treten an homologer Localität auf. Verschieden von Selachiern ist jedoch die Stellung der Ersatzzähne, ihre Spitze ist immer am Unterkiefer aufwärts, am Oberkiefer abwärts gerichtet. Somit sind sie von ihrer Entstehung an den activen Zähnen im Ganzen parallel gestaltet, und es kommt nicht zu der bei Selachiern ausgesprochenen Aufrichtung des zum Kieferende gelangten Zahnes, durch Wachsthumsvorgänge des Integumentes bedingt. Die Zähne der Reptilien brauchen nur in der ursprünglichen Richtung zu wachsen, um den entsprechenden activen Zahn ersetzen zu können (vergl. Fig. 38).

Mit dieser Veränderung besteht in dem basalen Auswachsen des Zahnes ein die Befestigung im Kiefer förderndes Moment, wenn dasselbe auch mit der Synostose concurrirt, welche an der labialen Seite des Zahnes auftritt (Fig. 38 *A*, *B*). In jenem Zahntheile hat man aber keineswegs eine »Wurzel« zu erblicken, höchstens den Beginn einer Wurzelbildung, die schon durch die partielle Synostose nicht weiter zu Stande kommen kann.

In dem Fortschritte der Zahnbildung bei Eidechsen liegt auch die Ausbildung eines *Schmelzorgans*. Das für die Gesammtanlage des Zahnersatzes eindringende Epithel lässt gegen den Kiefer zu für jede zuerst durch eine Schleimhautpapille dargestellte Zahnanlage einen Fortsatz ausgehen, welcher diese terminal überkleidet.

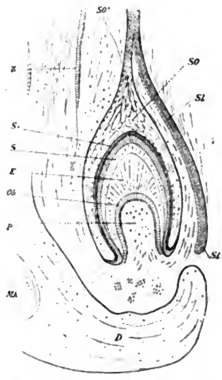
Mit der Differenzirung der Papille bildet deren Oberfläche eine epithelähnliche Odontoblastenschicht, aus welcher das Zahnbein entsteht. Nach Maßgabe des Längenwachsthums der Papille (vergl. Fig. 39 *P*, *P*¹) verlängert sich auch jene Zahnbeinschicht in der Regel weiter als die Anlage des Schmelzorgans. Aus diesem zunächst nur aus dicht gelagerten Zellen bestehenden Organe wird die der Papille correspondirende Oberfläche zum Schmelzepithel (Fig. 39 *Se*), aus welchem der Schmelz (*S*) entsteht. Die übrigen Zellen bleiben indifferent und formiren vom Zahne entfernter einen Strang (*Si*), welcher mit dem den Zusammenhang aller Zahnanlagen vermittelnden Epithel, der *Schmelzleiste* (Fig. 40 *Sl*), in Verbindung bleibt, während am Schmelzorgan selbst (*So*) außerhalb der Schmelzlamelle, hier nicht

Fig. 39.



Senkrechter Durchschnitt durch Zahnkeime von **Platydactylus**. *P*, *P*¹ Zahnpapillen, in *P* sind Blutgefäße bemerkbar. *D*, *D*¹ Dentin, vom Schmelz überzogen. *So*, *So*¹ Schmelzorgan. *Si* Epithelverbindung des Schmelzorgans.

Fig. 40.



Ein jüngerer Zahnkeim von **Platydactylus**. *Mk* Meckel'scher Knorpel. *D* Dentale. *P* Zahnpapille. *Ob* Odontoblasten. *E* Zahnbein. *S* Schmelz. *SO*, *SO*¹ Schmelzorgan. *Se* Schmelzepithel. *Sl* Schmelzleiste. *Z* Theil eines älteren Zahnkeimes.

zu erörternde Veränderungen des Epithels Platz greifen. Aus der Schmelzleiste entspringen jeweils ebensoviele Schmelzorgane, als Zahnkeime sich bilden. Während die älteren Organe schließlich für den Schmelz verbraucht werden und den Zusammenhang mit der Leiste verlieren, wächst die epitheliale Leiste oder Lamelle weiter, und neue Schmelzorgane sprossen von ihr. Indem der Zahnbildungsprocess

das ganze Leben des Thieres hindurch besteht und immer neue Zähne die Stelle der verbrauchten einnehmen, bleibt die Schmelzleiste, an ihrem tief eingesenkten Rande weiter wachsend und neue Schmelzorgane producirend, bestehen, und hier herrscht stets Ausbildung, während entgegengesetzt Rückbildung waltet.

Die gesammte Einrichtung schließt sich deutlich an die schon bei Selachiern vorhandene an (vgl. Fig. 28), wie sie auch nach oben Verknüpfungen darbietet. Bei Selachiern leistet das Epithel, wo es die Zahnanlage überkleidet, die Function eines Schmelzorgans, welchem erst mit der Ausbildung der Zähne unter Verlängerung derselben eine Differenzirung zukommen kann, wie wir es vorhin von Eidechsen darstellten. Mit dieser Sonderung des Schmelzorgans geht auch die Bildung der Schmelzleiste einher, welche bei Fischen und Amphibien noch indifferent ist und in *mehrfachen* von einer Epithelstrecke ausgehenden und da unter einander zusammenhängenden Einsenkungen des Epithels, wenigstens bei Amphibien, der Anfang der Sonderung erkannt werden kann.

In mehrfachen Stücken abweichend vom Gebiss der Lacertilier ist jenes der *Rhynchocephalen*, welchem bei Sphenodon nicht bloß acrodonte Zustände zukommen, sondern auch unter innigster Verbindung mit den Knochen eine *Concrescenz*. Die Zähne des Unterkiefers ragen in eine Rinne ein, welche von jener des Oberkiefers und des Palatinum gebildet wird. Concrescenzen von Zähnen sind auch für manche Lacertilier angegeben, dagegen haben sie keineswegs für die ganze Abtheilung der Rhynchocephalen Geltung, und in anderen Gruppen derselben walten andere, im Ganzen mannigfaltige Verhältnisse.

Der geringen Divergenz der Organisation der *Schlangen* entspricht die größere Gleichmäßigkeit des Gebisses, welches in der Regel aus hakenförmig nach hinten gekrümmten, spitz auslaufenden Zähnen besteht. Sie bergen sich großentheils in Schleimhautfalten, welche von ihrer Umgebung ausgehen und sich lateral in ziemlich scharfer Abgrenzung für jeden einzelnen Zahn erkennen lassen, wenn nicht einzelne der Zähne eine ansehnliche Größe erreichen. Zähne tragend sind Maxillare, Palatinum, Pterygoid, sowie das Dentale des Unterkiefers bei den nicht giftigen Schlangen, während der Erwerb einer furchtbaren Waffe bei den giftigen den Verlust der Zähne auf Gaumen- und Flügelbein reichlich aufwiegt. Ober- und Unterkiefer sind hier allein Zähne tragend. Die in Function stehenden sind den Knochen angewachsen, die jungen liegen beweglich, an Ober- und Unterkiefer medial und werden von einer gemeinsamen Deckfalte der Schleimhaut überlagert, wie eine solche auch für die lateral gelagerte Reserve der Gaumenzähne besteht. Durch dieses Verhalten der Schleimhaut zu den Zähnen tritt dieselbe auch beim Ersatze durch eine Concrescenz der Taschen auf, indem sich solche aus der Umhüllung der Ersatzzähne sondern.

Eine besondere Bildung gewinnen die Zähne mancher Schlangen durch eine längs der convexen Seite des Zahnes verlaufende Furche, wie es bei Dryophys, Dipsas, Bucephalus an den hinteren, allmählich an Größe zunehmenden Zähnen des Oberkiefers der Fall ist. Diese Einrichtung der *Furchenzähne* ermöglicht beim Biss die Übertragung von Mundhöhlenflüssigkeit in die Wunde. Bei den echten Giftschlangen ist dieser Zustand weiter gebildet. Unter Reduction des Zahnbesatzes des

Oberkiefers ist dieser selbst an Umfang gemindert und trägt nur einen einzigen großen, hakenförmigen Zahn, dem einige Ersatzzähne folgen. Dieser wird zum *Giftzahn*, indem die auch hier sich anlegende Furche durch Gegeneinanderwachsen der Ränder in einen Canal umgestaltet ist, welcher nahe an der Zahnspitze sowie an der Basis sich öffnet und an letzterer Stelle mit der Mündung einer *Giftdrüse* correspondirt. Deren Secret erlangt durch den Giftzahn Abfluss. Die Bedeutung dieser Einrichtung hat auch in der Umgebung ihren Einfluss geäußert, indem der wie andere Zähne von einer Tasche umschlossene und dem Oberkiefer angewachsene Giftzahn durch die Beweglichkeit des letzteren aufgerichtet und wieder gegen den Gaumen zurückgelegt werden kann, so dass auch unter Theilnahme der Muskulatur ein ziemlich complicirter Mechanismus mit der Ausbildung des Giftzahnes in Zusammenhang steht.

Das für die *Eurystomata* dargestellte Verhältnis steht in einzelnen Fällen (Python) durch die Bezahnung des Prämaxillare in engerem Anschluss an die übrigen Reptilien. Bei den *Angiostomen* ist das Gebiss in weiterer Reduction; Typhlops besitzt nur am Palatinum Zähne und Uropeltis am Maxillare und am Dentale des Unterkiefers. — Diese Rückbildung der Zähne, theils im Volum, theils in der Zahl, ist in manchen Fällen zu beobachten; bei *Rhachiodon scaber* ist die Rückbildung der Zähne an die Ausbildung einer neuen Einrichtung geknüpft, welche von der Wirbelsäule ausgeht. Von einer Anzahl der ersten Wirbel ausgehende Apophysen (meist irrig als untere Dornen bezeichnet) treten einige durch die Schlundwand und stellen zahnähnliche Bildungen vor, welche auf die hier passirende Nahrung, die aus Eiern besteht, Quetschwirkung ausüben.

Die Zähne der *Crocodile* sind auf Prämaxillare, Maxillare und Dentale des Unterkiefers beschränkt und sind hier in Alveolen gebettet (*thecodont*). Dadurch ist in dem cylindrischen oder seitlich etwas abgeplatteten, mit einer kegelförmigen Krone versehenen Zahne der im Kiefer sitzende Abschnitt als eine ansehnliche Wurzel gebildet, durch deren weite Mündung die große Zahnpapille in die Zahnhöhle ragt (vgl. S. 57). Das Gebiss ist somit *thecodont*, ein Zustand, für welchen eine Rinnenbildung für sämmtliche Zähne, eine dem Kieferstück gemeinsam als Vorläufer gelten kann, wie eine solche sich bei manchen Abtheilungen fossiler Saurier (Ichthyosaurus) zeigt. Andererseits tritt die Alveolenbildung schon bei den Sauropterygiern auf. Bei den Crocodilen ist der Zahnwechsel näher bekannt; wir wenden uns wieder zu diesem. Durch die Einkeilung in Alveolen ist die directe Befestigung an den Kieferknochen aufgehoben, und das sonst jene Verbindung vermittelnde Knochengewebe umgiebt die Wurzel als Cementschicht des Zahnes. Sind darin also gegen die niederen Befunde Veränderungen vor sich gegangen, so bleibt doch in dem fortdauernden Wiederersatz abgenutzter Zähne die primitive Einrichtung bestehen. Die Regeneration des Gebisses erfolgt durch Anlagen von Ersatzzähnen im Grunde der Alveolen. Der Ersatzzahn ruft bei seiner Vergrößerung einen Schwund der medialen Wurzelwand des alten Zahnes hervor, und dadurch kommt, unter Rückbildung der alten Zahnpapille, der junge Zahn theilweise in die Höhle des alten zu liegen, bis die vollständige Resorption von dessen Wurzel stattgefunden hat. Da auch noch eine fernere Zahngeneration auf dieselbe Art sich heranbilden kann, kommen mehrfache Zähne in einander geschachtelt vor, so dass die Höhle des älteren je die Krone des nächst

jüngeren umfasst, und es so den Schein gewinnt, als ob sie unter einander entstanden wären. In Wirklichkeit besteht aber das gleiche Verhalten wie bei den Sauriern. Indem die Anlage des jungen Zahnes frühzeitig gegen die Wurzel des nächst vorhergehenden drängt und diese medial zerstört, kommt es zu jenem eigenthümlichen Befunde, bei welchem auch der Einschluss der gesammten Zahnmatrix in den Unterkiefer im Gegensatze zu dem Offenliegen derselben an der Innenseite der Kiefer bei den übrigen Reptilien eine Rolle spielt.

Im Gebiss der Crocodile sind einzelne Zähne durch bedeutendere Größe ausgezeichnet. Im Oberkiefer, der im Allgemeinen stärkere Zähne besitzt, ist der dritte, neunte und zehnte der bedeutendste. Im Unterkiefer kommt dem vierten ein größerer Umfang zu, er ragt bei geschlossenen Kiefern in einen seitlichen Ausschnitt des Kieferrandes zwischen Maxillare und Prämaxillare (Crocodilus) oder wird von einer Grube im Zwischen- und Oberkiefer aufgenommen (Alligator).

In den aufgeführten Abtheilungen der *Reptilien* ergab sich zwar in der Gestaltung der Zähne wie in ihrer Vertheilung auf verschiedene Knochen eine nicht geringe Mannigfaltigkeit, allein es bestand dabei auch vieles Gemeinsame, und die Entfernung vom primitiven Zustande war als keine sehr bedeutende zu bemessen. Das geht schon aus der erhaltenen Continuität der Zahnfolgen, der zeitlich unbeschränkten Zahnbildung hervor. Im Stamme der Reptilien ist aber dennoch eine bedeutende, auch in der Bezahnung ausgesprochene Divergenz vor sich gegangen, die sich uns erst bei einem Blicke auf die untergegangenen Formen offenbart.

Bezüglich der Formen der Zähne nehmen die einfacheren eine große Verbreitung. Von den Abtheilungen, in denen sie bestehen, nennen wir nur die *Ichthyosaurier*, deren im Ganzen conische Zähne ein ziemlich gleichartiges Gebiss zusammensetzen, bald nur an der Krone, bald auch an der Wurzel Furchen tragen, an der Wurzel noch einen Cementbelag. Die Zähne bestehen hier in sehr großer Zahl, 180—200 im Vomer, auf Prämaxillare, Maxillare und Dentale des Unterkiefers vertheilt. Eigenthümlich ist die blattförmige, am scharfen Rande ausgezackte, außen mit mehreren Längsfalten versehene Zahnkrone der *Iguanodonten*, bei denen zugleich mehrfache Ersatzreihen an die in Function stehenden sich anschlossen. Während hier die jüngeren folgen, die in der Regel an der Innenseite der Kiefer sich bilden, kommt bei anderen Abtheilungen der Zuwachs, abweichend von dem sonst allgemeinen Verhalten, von außen her (*Hadrosaurus*). Er bildet auch nicht einfache Ersatzzähne für eine einzige Reihe, da sich von den schlanken, dicht an einander gedrängten Zähnen mehrfache Reihen in gleichzeitiger Function ergeben.

Von Wichtigkeit ist die Differenzirung einzelner Zähne oder Zahngruppen innerhalb des Gebisses. Sie entspricht auch hier einer Mannigfaltigkeit der Leistungen, die zu höheren Gestaltungen führt. Wie solche Verhältnisse bereits oben in verschiedenen Abtheilungen dargelegt wurden, so haben sie in reicherem Maße unter den früher lebenden bestanden. In zahlreichen Beispielen begegnen wir einem *Beginne jener Sonderung, theils durch größeres Volumen einzelner Zähne,*

theils ganzer Zahngruppen ausgedrückt. Im Allgemeinen waltet eine Trennung vorderer und hinterer Zähne vor. So können die vorderen bedeutend verlängert sein (*Nothosaurus*), oder dieser Zustand trifft einzelne mittlere Zähne (*Ceratosaurus*). Am eigenthümlichsten ist die Differenzirung bei den Theromorphen, wo ein starker Eckzahn im Oberkiefer und Unterkiefer vordere und hintere Zahngruppen trennt (*Galesaurus*) oder nur oben besteht (*Lycosaurus*), indess die untere Bezahnung verschwunden ist. Ein solcher Eckzahn von mächtigem Umfange bildet die einzige Bezahnung bei *Dicynodon*. In einer anderen Richtung ist die Sonderung des Gebisses bei den *Placodonten* vor sich gegangen, bei denen vordere meißelähnliche Zähne stark contrastiren mit hinteren breiten Plattenzähnen und die an manche bei Fischen bestehende Verhältnisse erinnern. Die platten Zähne gehören theils dem Gaumen, theils dem Unterkiefer an.

Die in manchen größeren Abtheilungen sich zeigende Reduction des Gebisses ist nur in wenigen zur Durchführung gelangt, und wir treffen vereinzelte zahnlose Formen. Innerhalb einzelner Ordnungen ist dieser Vorgang noch in seinen Stadien erkennbar, die wir freilich nicht unmittelbar auf einander beziehen dürfen, so z. B. bei den *Pterosauriern*. Bei einigen besteht zwar keine sehr große Zahl von Zähnen mehr, aber diese sind von ziemlicher Länge (*Rhamphorhynchus*), indess bei anderen nur die vorderen Zähne ansehnlicher sind (Dimorphodon), bis diese die einzigen auch an Umfang rückgebildeten vorstellen (Pterodactylus). Gänzlicher Verlust ist das Ende (Pteranodon). Daran knüpft wohl ebenso die Bedeckung der Kiefer mit hornigen Scheiden, wie wir sie bei Schildkröten sahen. Schon bei Rhamphorhynchus dürfte das zahnlose Vorderende von Ober- und Unterkiefer mit einer solchen Bedeckung versehen gewesen sein: der Beginn einer Schnabelbildung in einer den Vögeln sonst entfernten, nur durch die Ausbildung von Flugorganen ihnen parallel sich verhaltenden Gruppe.

Über die Structur der Zähne der Reptilien s. außer OWEN's Odontographie und einzelnen Monographien LEYDIG's, KIPRIJANOFF, Studien über die fossilen Reptilien Russlands. Mém. de l'Acad. imperiale des sciences de St. Pétersbourg. T. XXVIII. et XXXI (Ichthyosaurus, Polyptychodon, Crocodilus).

Das bei den Reptilien in einzelnen Abtheilungen bestehende Schwinden des Gebisses kommt bei den Vögeln zur allgemeinen Geltung. Dass aber auch sie nicht bloß zahntragende, allein nicht direct zu ihnen führende Vorfahren hatten, wie es die Bezahnung der Kiefer der *Saururen* (Archaeopteryx) lehrt, sondern dass noch innerhalb der Ordnung Zähne zur Entfaltung gelangten, wird durch fossile Formen erwiesen. Bei *Archaeopteryx* besteht eine Reihe kleiner Zähne im oberen wie im unteren Kiefer. Eine der Ratitengruppe der Vögel angehörige Form, von den übrigen Ratiten durch Anklänge an den Schwimmvogeltypus unterschieden, war im Maxillare und im Unterkiefer mit einer in Rinnen eingefügten Zahnreihe ausgestattet (*Hesperornis*), während solche bei einer anderen, den Carinaten angehörigen Form (*Ichthyornis*) in Alveolen Befestigung fanden. So zeigt sich also selbst bei diesen wenigen Formen von Odontornithen einige Divergenz im Verhalten des Gebisses.

Bei den Dinosauriern sind nur die Kiefer zähnetragend, auch erhält sich die Alveolarrinne nur bei den Ornithopoden, während die Zähne bei Sauropoden, Theropoden und einem Theile der Orthopoden (Stegosaurus) in tiefe Alveolen eingesenkt sind. Damit wird bei Dinosauriern ein bedeutender Fortschritt in größerer Verbreitung angetroffen, außer der Differenzirung des Gebisses. Aber es erhält sich doch dabei der primitive paläophyodonte Zustand, wenn er auch manchmal in den Zahnfolgen eine weitergehende Minderung zu erkennen giebt. Selbst beim Verluste eines großen Theils des Gebisses kann er für die erhalten bleibenden Zähne in großer Ausbildung bestehen. So finden wir bei Sauropoden (Diplodorus) in dem nur auf die vorderen Theile beschränkten Gebisse für die einzelnen Zähne Serien von Ersatzzähnen mehr oder minder in Bereitschaft, wie in der nebenstehenden Figur dargestellt ist.

Fig. 41.



Durchschnitt durch den Unterkiefer mit dem Gebiss bei Diplodorus longus. *1* activer Zahn. *2, 3, 4, 5* Ersatzzähne. *a* äußere, *b* innere Kieferwand. *c* Kieferbinnenraum. *f* Höhle. (Nach MARSH.)

Von den Zähnen des Zwischenkiefers empfängt ein in der Medianlinie stehender bei Embryonen von Eidechsen (Lacerta, Ameiva, Anguis) eine bedeutende Ausbildung. Er ragt bei Lacerta mit verbreiterter Krone weit vor, mit der Fläche nach aufwärts gekrümmt, und dient zur Eröffnung der Eischale. Kleiner ist er bei der Blindschleiche, bei der er aus der Mundhöhle nicht hervorragt. Bald nach jener Verrichtung scheint dieser »Eizahn« verloren zu gehen, da ihn ganz junge Thiere nicht mehr besitzen. Ein »Eizahn« ist unter den Schlangen jenem der Eidechsen ähnlich bei der Viper, sowie bei Coronella laevis und manchen anderen Schlangen beobachtet (WEINLAND, Proceedings of the Essex Instit. Salem 1857).

Es besteht in dieser Einrichtung eine Anpassung an die Brutpflege, wie sie hier in der Beschalung des Eies sich ausspricht. Der Eizahn dient zum Sprengen der Schale und wird mit dem Verlust der Zähne bei *Vögeln* functionell compensirt durch eine am Oberschnabel der Jungen vorhandene Höckerbildung, welche nach dem Ausschlüpfen bald verschwindet. Damit war ein morphologisch ganz verschiedenes Organ zur Function des Eizahns gelangt.

Säugethiere.

§ 283.

Der Entwicklung des Gebisses der Säugethiere geht an der Schleimhaut der Kiefer eine eigenthümliche Bildung voraus. Nach vollendeter Anlage der Zahnleiste (s. oben) wird die Schleimhaut der Kieferränder von einer mächtigen Epithellage bekleidet, einem ziemlich resistenten, in eine stumpfe Kante auslaufenden Wulst. Dadurch kommt schon vor dem Durchbruch der Zähne den Kiefern eine bei der Nahrungsbewältigung wirksame Rolle zu. Das Epithel ist durch Vermehrung seiner verhornenden Schichten und festere Fügung derselben noch zur Herstellung eines oberflächlichen Organs verwendet, auch in functioneller Hinsicht ein Vorläufer für das spätere Gebiss. Phylogenetisch ist diese *Epithelverdickung ein erst spät erworbener Zustand*, eine Anpassung an gewisse Lebensverhältnisse, wie z. B. an die Periode der Lactation.

In einzelnen Fällen gehen aus dem Epithel nach dem Verschwinden des Gebisses dauernde Bildungen hervor, *hornige Belege* der Kiefer bei *Ornithorhynchus*, die die Function des nicht zur Ausbildung kommenden Gebisses übernehmen. Schwach ist die Hornbekleidung der Kiefer bei *Echidna*, in Anpassung an die geringeren Ansprüche an die Kaufunction. Bei *Rhytina* bestehen derbe hornige, vorn sowohl oben als unten befindliche Kauplatten in gleicher Bedeutung als Ersatz für die verloren gegangenen eigentlichen Zähne. In diesen *Horngebilden* der Säugethiere sind selbständig erworbene Einrichtungen zu sehen, die nicht ererbt sind, wenn auch Hornbekleidung der Kiefer schon bei Reptilien (Schildkröten) besteht und bei Vögeln allgemein verbreitet ist, beides in ganz anderer Art. Aber für alle solche Bildungen liegt der gemeinsame Ausgangspunkt in dem in die Mundhöhle fortgesetzten Ectoderm, welches dem Integumente schon von den Amphibien an reiche Hornproducte vielerlei Art geliefert hat.

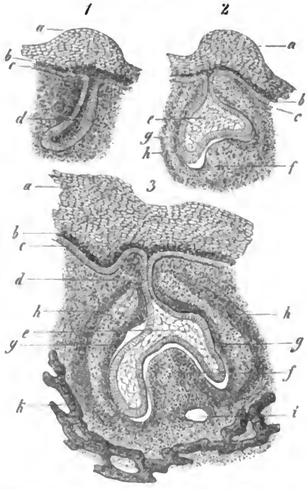
Wenn schon in den niederen Abtheilungen der Vertebraten die Function des Gebisses nicht überall eine gleichartige blieb und besonders bei den theromorphen Reptilien mancherlei Leistungen auftraten, so kommt es doch bei den Säugethieren zu einer Vervollkommnung der Function, welche nicht bloß im Ergreifen und Festhalten besteht. Die *Zerkleinerung der Nahrung* wird zur Hauptleistung, mit welcher auch die andere sich mehr oder minder erhält. In dieser Vorbereitung der Nahrung für die Verdauung liegt ein wichtiger, mit der gesammten Lebensökonomie im Zusammenhang stehender Fortschritt. Für diese Steigerung der Leistung ist vorzüglich die *Änderung im Kiefergelenk* und der damit in Beziehung stehenden Theile (Bd. I, S. 397, 398) von Bedeutung, denn sie führt den Unterkiefer und damit auch die oberen Kiefertheile zu einer Verkürzung, welche auch an dem im ersteren wirksamen Hebelarme zur Geltung kommt. Die Minderung der Zahl der zu gesteigerter Function gelangenden Bestandtheile des Gebisses steht damit in causalem Verbande. Wo noch eine beträchtliche Verlängerung des Kiefers sich ausprägt, wie z. B. bei Cetaceen, da erscheint das Gebiss wieder in niederem Zustande und kann sogar gänzlich verloren gehen. Die Anpassung an das Leben im Wasser und die daraus entspringende Art der Ernährung wird somit auch in Bezug auf das Gebiss von Bedeutung.

Das Gebiss der *Säugethiere* ist auf Prämaxillare, Maxillare und den Unterkiefer beschränkt, welcher aus dem Dentale hervorging. Die Zähne besitzen Wurzeln, mittels deren sie in den Kiefern befestigt sind; die Alveolenbildung ist zur Regel geworden. Der Zahn ist dadurch ein selbständigeres Gebilde, als er es noch bei der Mehrzahl der Reptilien war, er verschmilzt nicht mehr mit den Kieferknochen, und die sonst ihm jene Verbindung gebende Knochenschicht bildet als *Cement* einen Überzug der Wurzel. Auch dafür geben manche Reptilien das Vorbild ab (Crocodile). Zahnbein und Schmelz zeigen sich in dem von niederen Zuständen ererbten Befunde, wenn auch hier manche Besonderheiten bestehen. Im Ganzen also sind die vom ersten Zustande des Gebisses bei Selachiern

erworbenen Bestandtheile des Zahnes, wenn auch in zum Theil anderer Verwendung, erhalten geblieben.

Durch die Ausbildung einer Wurzel und deren Befestigung in einer Alveole hat sich der Säugethierzahn zu einem *höheren Organ* gestaltet als die wenn auch oft noch so complicirt gebauten Zähne der niederen Abtheilungen. Daraus erwächst ihm eine längere Dauer, und das aus continuirlichen Zahnfolgen sich stets ergänzende Gebiss jener niederen Formen ist einem einfacheren Verhalten gewichen. Die erste Zahnanlage erfolgt wie in den niederen Abtheilungen. Die Epithelschicht der Kiefer lässt vom inneren Grunde her eine Lamelle in die Kieferschleimhaut sich entfalten (Zahnleiste), die sich längs der später zahntragenden Strecken continuirlich ausdehnt. Von dieser epithelialen Lamelle gehen Fortsätze aus, mindestens so viele, als Zähne sich anlegen.

Fig 42.

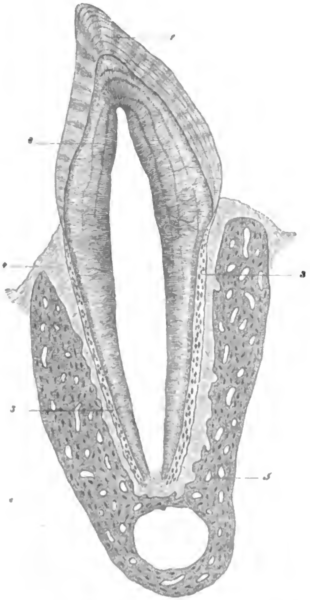


Querschnitte aus dem Unterkiefer eines Schweineembryo. *1, 2* von einem kleinen Embryo, *3* von einem größeren Embryo. *a* Zahnwall. *b* jüngere Schicht des Epithels. *c* unterste Epithelschicht. *d* Zahn- oder Schmelzleiste. *e* Schmelzorgan. *f* Zahnkeim. *g*, *h* äußere und innere Wand des Zahnfollikels. *i* Blutgefäß. *k* Unterkiefer. (Aus Frey, Thiersch'sches Präparat.)

Indem diese Fortsätze sich weiter entwickeln unter minimaler Vermehrung der sie darstellenden epithelialen Formelemente, geht daraus das *Schmelzorgan* hervor in ähnlicher Art, wie wir es schon bei Reptilien gesehen haben. Es legt sich terminal verbreitert über die Zahnpapille, die es umfasst, wobei die mit der Papille in Contact stehende Epithelschicht unter Verlängerung ihrer Zellen zum *Schmelzepithel* wird, indess das übrige Zellenmaterial nicht indifferent bleibt, sondern sich in ein eigenthümliches Gewebe umwandelt, welchem man Intercellularsubstanz zutheilt. Dadurch würde nun dem gleichen Organe der Reptilien eine wenn auch nur untergeordnete Verschiedenheit zu Theil, auf welche näher einzugehen wir verzichten, zumal für deren Gebilde noch eine genauere Prüfung nöthig scheint. Durch das Schmelzepithel steht das Organ in directem Zusammenhange mit der Schmelzleiste und durch diese mit dem Kieferepithel, was im ersten Zustande den Anschein bieten kann, als ob das Schmelzorgan direct der Kieferschleimhaut entstamme, wie in Fig. 42 *1*, *2*, *3* zu sehen ist. Darin

hat aber die Anfangsstrecke des Schmelzorgans als der Schmelzleiste zugehörig zu gelten. Mit dem sich über der Zahnpapille (der *Pulpa dentis*, dem Zahnbein) entfaltenden Schmelzorgan gelangt auch das ihm folgende Bindegewebe der Schleimhaut in Beziehungen zur Gesammtheit der Anlage, und es formt sich im Innern eine die Zahnpapille besser umfassende, das Schmelzorgan mit seiner Wurzel von der Schmelzleiste abschnürende Gewebsschicht (Fig. 42 *2*, *3 g*, *h*), welche die gesammte Zahnanlage mit dem *Zahnfollikel* umschließt. Zahnpapille und Schmelzorgan lassen dann die beiden Hartsubstanzen entstehen, und mit der Bildung der Wurzel wächst der Zahn zur Oberfläche und gelangt endlich an dieser zum Durchbruch.

Fig. 43.



Verticalschnitt eines Prämolaren mit dem Unterkiefer von der Katze. *1* Schmelz. *2* Dentin. *3* Cement. *4* Periost der Alveole. *5* Knochengewebe des Unterkiefers. (Aus FREY.)

Längst sind vom Menschen und auch bei anderen Säugethieren *zwei Folgen* von Zähnen bekannt, die man als *Milchzahngebiss* oder erste Dentition, von einer zweiten, reicheren Dentition, dem *Ersatzzahngebiss*, unterschied. Da die zweite Dentition von derselben Zahnleiste ihren Ausgang nimmt wie die erste, herrscht *Diphyodontismus*, und es besteht darin ein Zusammenhang mit dem schon bei Selachiern aufgetretenen und bei Reptilien noch vorhandenen Processe der *mehrfachen Zahnfolgen* oder dem *Polyphyodontismus*. Wie dieser aber schon bei Reptilien in Vergleichung mit Selachiern reducirt ist, so bietet sich auch bei den Säugethieren den Reptilien gegenüber wieder eine Reduction. Die höhere Ausbildung der jeweils in Function befindlichen Dentitionen beschränkt den Ersatz. Dass aber diphyodonte Zustände aus polyphyodonten hervorgingen, wird erwiesen durch mehr oder minder ausgebildete, außerhalb der beiden typischen Dentitionen der Säugethiere befindliche Dentitionen. So *sind deren vier* (I, II,

III, IV) *zum Nachweise gelangt.* Eine älteste Dentition, oder die *prälacteale* (I) ist labialwärts befindlich und durch verkalkten Zahncement bei manchen Marsupialiern repräsentirt. Eine vierte oder fünfte Dentition (IV) liegt lingualwärts, und ihre Rudimente bezeugen Anlagen von Schmelzkeimen, und so wird die Abstammung von polyphyodonten Befunden zweifellos (W. LECHE). Auch für den Menschen sind Rudimente mehrfacher Dentitionen in wenn auch schwachen Fortsätzen an der Zahnleiste erkannt (KOLLMANN).

In der Erhaltung von zwei zur Herrschaft gelangten Dentitionen, welche der zweiten (II) und dritten (III) primitiven entsprechen, ergeben sich mancherlei bis jetzt nur zum Theile sichergestellte Differenzen. Bald wiegt die eine, bald die andere im ausgebildeten Gebisse vor, und es ist das Geschick der zweiten keineswegs durchgehend an eine frühe Periode geknüpft, wie es beim Ausgange vom Menschen den Anschein hat. Bezüglich des Übertrittes eines Zahns aus einer Dentition in die andere ist beachtenswerth, dass bereits bei den Selachiern in den Reihen der Zähne ein alternirendes Verhalten der Einzelzähne besteht, so dass die jeweils in Action befindlichen verschiedenen Reihen angehören können (s. oben). Diese Thatsache lehrt, dass die einzelnen Dentitionen nicht ebensoviele primitive Querreihen von Zähnen vorstellen, und dass die Reihung nur eine den Kiefern entsprechende Anpassung ist.

Ob eine Verminderung der Zahl der Zähne auch durch *Concrescenz von Zähnen,* sei es in dem ausgebildeten Zustande, sei es schon in der Anlage, entstand, ist eine Frage, welche für die Säugethiere noch nicht definitiv entschieden ist, wenn auch die Mehrzahl der Forscher sich gegenwärtig ablehnend dazu verhält. Es liegt auch zu ihren Gunsten keine einzige sichere Thatsache vor, und weder aus der Beschaffenheit der Krone — quot tubercula, tot dentes — noch aus dem Verhalten der Wurzel ist die Concrescenz begründbar. Für die erstere muss die primitive Einheitlichkeit des Schmelzorgans gelten, für die Wurzel wieder die Einheitlichkeit der Zahnpapille, deren Theilung in mehrfache Wurzeln aus einem nachweisbar allmählich erworbenen Zustande entspringt. Auch bei fossilen Säugethieren ist nichts bestimmt auf eine Concrescenz Deutendes erkennbar, wenn auch einzelne Befunde so angesehen werden könnten.

Der primitivste Zustand des Säugethiergebisses ist uns noch unbekannt. Es wird aus gleichartigen Kegelzähnen bestanden haben (*Isodont*); denn solche sind in den Anfängen auch bei Amphibien und Reptilien vorhanden, und da wir auch bei den Säugern solchen einfacheren Formen, wenn auch nur in Abschnitten des Gebisses, begegnen, so ist jene Annahme nicht unbegründet. Dagegen muss man dem Vorkommen eines anscheinend primitiven Gebisses unter den Cetaceen nur die Bedeutung eines Rückschlags zuerkennen, wie weiter unten dargelegt wird. Mit Sicherheit begegnen wir bereits bei den ältesten Säugethieren einer Differenzirung des Gebisses. Vielleicht sind solche älteste Formen (Allotherien), deren Reste dem Jura und der Kreide angehören, Verwandte der Monotremen oder doch der Marsupialier gewesen. Die Differenzirung giebt sich an den verschiedenen Strecken der Kiefer kund, und lässt die Zähne

in verschiedenen Formen, die vorderen mehr zum Erfassen, die hinteren zur Zerkleinerung der Nahrung dienen; zwischen diesen beiden bestehen solche, die theils der erstgenannten Function, theils der letzterwähnten Verwandtes leisten.

Die schon bei jenen alten Säugethieren ausgesprochene Differenzirung des Gebisses bietet im Allgemeinen bereits Ähnlichkeiten mit den auch weiterhin bestehenden, wenn auch einzelne Zahngruppen in eigener Art erscheinen. Es waltet dabei so wenig Gleichartigkeit, dass wir die in den Allotherien schon divergenten Zustände erkennen müssen, weit entfernt von einem gemeinsamen Ausgang. Die Vielhöckerigkeit der hinteren Zähne hat sie als *Multituberculate* bezeichnen lassen, und eine ähnliche, aber vergängliche Zahnform bei Ornithorhynchus lässt wenigstens Beziehungen zu diesen Monotremen vermuthen.

Bei vollständigem Besitze des Gebisses bestehen 1. der *Eckzahn* (*Caninus*), welcher die primitive Form am meisten bewahrt hat und der erste Zahn des Maxillare zu sein pflegt. Der untere greift stets *vor* dem oberen ein, wodurch am Oberkiefer vor dem Caninus, am Unterkiefer hinter demselben in der Zahnreihe eine Lücke — *Diastema* — entstehen muss, sobald dem Caninus einige Mächtigkeit zukommt. 2. Die vor dem Caninus befindlichen Zähne, oben dem Prämaxillare zugetheilt, sind die *Schneidezähne* (*Incisores*). 3. Hinter dem Eckzahn folgen die *Backzähne*, Mahlzähne (*Molares*), welche wieder in *vordere* (*Prämolares*) und *hintere* (eigentliche *Molares*) unterschieden werden, die ersteren in der Regel durch geringeren Umfang von den hinteren unterschieden, sowie dadurch, dass bei bestehendem Zahnwechsel die echten Molares keine Vorläufer besitzen, während die Prämolares die Stelle der Molares des ersten Gebisses einnehmen können. Wie mannigfaltig auch die Einzelbefunde sich in den verschiedenen Abtheilungen darstellen, so sind diese doch auf jene Verhältnisse zu beziehen und davon abzuleiten. Im Allgemeinen ist also auch hier die Divergenz der Zahnformen im Gebisse nicht geringer als bei den Reptilien.

Wenn auch ein polyphyodonter Zustand in manchen Spuren erweisbar war und die Verknüpfung mit niederen Abtheilungen abgeht, so ist doch *ein diphyodonter zum herrschenden geworden*, und wir dürfen die beiden, zu verschiedener Entfaltung gelangenden Zahnserien als Milchzähne und Ersatzzähne unterscheiden, wenn wir davon absehen, dass diese Benennung, von dem Verhalten beim Menschen entlehnt, keine allgemeine Begründung hat und nur das Vorhandensein zweier Dentitionen, einer früheren und einer späteren, zum Ausdruck bringen soll.

Das *Milchzahngebiss* ist bezüglich der Zahl und des Volums seiner Zähne angepasst an den Umfang der zahntragenden Kieferstrecken und von verschieden langer Dauer. Bei manchen bleibt es lange Zeit in Verwendung, bei anderen nur kurze, ja es kann sogar kurz vor oder sehr bald nach der Geburt zu einem *Zahnwechsel* kommen (Insectivoren, Chiropteren). Das *definitive* oder *Ersatzgebiss* besitzt, so weit es wirklich aus Ersatzzähnen besteht, die Formen der bezüglichen Milchzähne.

Mit dem Gebisse der Reptilien verglichen, ergiebt sich bei den Säugethieren eine *Reduction der Zahl* der Zähne, verbunden mit einer Verkürzung

der Kiefer, woraus eine bedeutendere Wirksamkeit des Gebisses, wie oben dargestellt, entspringt. Dieser für die Säugethiere im Allgemeinen sich ergebende Vorgang besteht bereits innerhalb der einzelnen Ordnungen, *deren niedere Formen* (*Familien* oder *Gattungen*) *stets einen größeren* Zahnreichthum aufweisen als die höheren, die dem gemeinsamen Ausgangspunkte weiter entfernt sind. Die Reduction betrifft bald nur einzelne Zähne, bald ganze Gruppen derselben, bei manchen das ganze Gebiss. Fast allgemein sind die Bestandtheile des Gebisses auch in verschiedenen Zahngruppen eine Sonderung eingegangen, wenn sie auch eine geringere Art zu sein pflegt und seltener eine völlige Entfremdung des Zahns aus der betreffenden Gruppe hervorbringt. Auch dabei hat die Function in Betracht zu kommen.

Die *Differenzirung des Gebisses* wird bei Säugern auf einfachere Art erreicht, insofern daran weniger Instanzen bei der Zahngestaltung betheiligt sind als bei Reptilien. Im Besitz von Wurzeln, welche in *Alveolen* der Kiefer eingesenkt, den Zahn *selbständiger* erscheinen lassen, ist die aus der mannigfaltigen Befestigungsweise der Reptilienzähne entspringende Einwirkung auf die Gestaltung in Wegfall gelangt. Dieses Verhalten entspricht dem höheren Zustande.

Die Anordnung der Säugethierzähne in den Kiefern ist in der Regel derart, dass die Zähne des Oberkiefers mit ihren Kronen zwischen jene des Unterkiefers eingreifen. Wie der obere Caninus schon zwischen dem unteren und dem ersten unteren Prämolaris sich einfügt, so verhalten sich ähnlich auch die folgenden Zähne. Nur am letzten Molaris tritt durch Volumverschiedenheit des oberen und unteren eine Compensation ein, welche die gesammte Kaufläche des Gebisses zur Wirkung kommen lässt.

Die vollständige Besetzung der Kieferränder mit jenen verschiedenen Zähnen bildet den primitiven Zustand, von welchem manche der ältesten Säugethiere Zeugnis geben. Das vollständige, alle drei Arten von Zähnen besitzende Gebiss erhält sich mit einer beschränkten Zahl der Zähne, deren *Formel* in $\frac{3\ 1\ 4\ 3}{3\ 1\ 4\ 3}$, d. h. 3 Incisores, 1 Caninus, 4 Prämolares und 3 Molares je für eine Kieferhälfte ausgedrückt werden kann.

Man bezeichnet dieses Gebiss als *plethodont*. Eine Vermehrung der einen oder der anderen Zahnart, wie sie häufig vorzukommen pflegt, mag wohl durch Anpassung benachbarter Zähne einer anderen Art hervorgegangen sein. Für manche Fälle ist es erwiesen. Aber auch dem Eintreten von Milchzähnen in die Reihe der Dauerzähne kommt eine große Bedeutung zu.

Das plethodonte Gebiss findet sich nur in den niederen Formen mancher Abtheilungen erhalten. In fast allen größeren derselben ergeben sich Reductionen, die insofern nichts Neues sind, als ja solche Vorgänge bereits beim ersten Auftreten der Zähne bei den Wirbelthieren Platz griffen. Der Vorgang beginnt *stets an den Enden der Reihe* einer Zahnart, zeigt sich zuerst in der geringen Volumentfaltung eines Zahnes, und, indem dadurch das Schwinden sich vorbereitet, treffen wir es in der nächstverwandten Art oder Gattung vollzogen; der Zahn kommt nicht mehr zur Entwicklung. So kann eine der Zahnarten völlig untergehen, das Gebiss ist dann unvollständig, *lipodont*.

Der höchste Grad dieses in viele Abstufungen sich gliedernden Vorganges wird bei den Bartenwalen, den Monotremen und manchen Edentaten (z. B. Myrmecophaga, Manis) erreicht, bei denen der Organismus die gesammte Bezahnung aufgegeben hat,

d. h. sie nicht mehr zur Ausbildung bringt, wenn sie auch in der Anlage vorübergehend vorkommt. So besteht bei den Balänen eine große Anzahl nicht zur völligen Entwicklung gelangender Zähne, und auch bei Ornithorhynchus sind Zahnanlagen beobachtet. (EDW. POULTON, Microscopical Journal. Vol. XXIX. No. 5.)

Theilweise lipodont ist das Gebiss sehr vieler Säugethiere, doch ist unter jenen Begriff nicht der Verlust eines oder einiger Zähne zu stellen, vielmehr beschränken wir ihn auf den Verlust einer ganzen Zahnkategorie.

Über den Bau der Zähne s. außer OWEN, Odontography, die histolog. Handbücher, ferner TOMES, Philos. Transact. 1849 u. 1859. Bezüglich der Entwicklung: WALDEYER in STRICKER's Handbuch, ebenso andere Lehrbücher der Histologie.

§ 284.

Das aus der Sonderung der verschiedenen Abtheilungen der Zähne entstandene anisodonte Gebiss liegt auch solchen Formen zu Grunde, bei denen isodonte Zustände herrschend geworden sind. Den in den Zeuglodonten erkannten ältesten *Cetaceen*, die wohl aus Landsäugethieren hervorgingen, kam bereits ein anisodontes Gebiss zu, an welchem Incisores, Caninus und Molares unterscheidbar sind. Die letzteren, auch in beschränkterer Zahl bei Zeuglodon, bieten bei Squalodon eine nicht geringe Vermehrung, und bei den Zahnwalen ist mit dem Auftreten der Isodontie, die hier eine *erworbene* ist, die Zunahme der Zahl der Zähne eine noch bedeutendere geworden. Es besteht also hier eine Vermehrung der Zähne, oft weit über das sonst den Säugethieren zukommende Maß, und dabei sind diese mehr oder minder in gleichartiger Gestalt, meist mit kegelförmiger Krone, bei seitlicher Compression manchmal mit scharfen Kanten versehen. Das Zurücktreten der Bedeutung des Gebisses, wie es am vollständigsten bei den Bartenwalen zum Ausdrucke kommt, ist bei den Zahnwalen schon durch den monophyodonten Zustand ausgesprochen, der nicht als etwas Primäres zu gelten hat. Es besteht nur eine einzige Zahnserie, für deren Bestandtheile kein Ersatz bereit ist.

Die Vermehrung der Zähne ist bei den Cetaceen an eine beträchtliche Verlängerung der Kiefer geknüpft, und daraus entspringt wieder die geringere Wirksamkeit der Zähne, welche ihren schließlichen Untergang herbeiführt. Wenn wir bei manchen Delphinen eine größere Anzahl finden, und in einer Unterkieferhälfte der Bartenwale sogar 41 Zahnanlagen gezählt wurden (JULIN), so werden wir für die Cetaceen eine reiche Bezahnung als einen mit der Anpassung an die Lebensweise erworbenen Zustand zu betrachten haben, welcher aus dem ursprünglich *anisodonten*, minderzähligen Gebiss entstand. Dabei ist die Schwierigkeit jedoch nicht zu übersehen, die bei der Annahme der Bildung »neuer«, d. h. nicht ererbter Zähne sich erheben muss. Dieser Umstand muss zu der Frage leiten, ob nicht ein polyphyodonter Zustand sich zu den Promammalien fortgesetzt habe, denn aus einem solchen wäre für die Zahl der sich entwickelnden Zähne, die keinen festen Schranken folgen, jene Erscheinung ableitbar, wenn man nicht auf die Annahme eines Atavismus, der an Reptilien anknüpft, sich stützen will.

In der *Reduction des homodonten Gebisses* ergeben sich bei einzelnen Gattungen viele Abstufungen. Der Oberkiefer büßt Zähne ein bei Kogia und verliert sie sämmtlich bei Physeter. Alle Zähne gehen bei Beluga leucas im Alter verloren. Noch *bevor es homodont geworden war*, müssen gleichfalls vom Gebiss Reductionen eingetreten sein (M. WEBER), wie aus der Erhaltung ganz bestimmter Zähne hervorgeht.

Die oberen Canini bleiben beim Narwal, nicht selten beide, wenn auch in ungleicher Ausbildung; stets einer, der zum colossalen Stoßzahn sich ausbildet und theilweise in das Prämaxillare rückt (TURNER). Im Unterkiefer erhalten sich zwei wahrscheinlich von Caninen ableitbare Zähne bei Hyperoodon, Ziphius u. a.

Über die Zähne der Cetaceen s. M. WEBER, Studien über Säugethiere. 1884. Die fötalen Zähne der Bartenwale entdeckte ET. GEOFFROY ST. HILAIRE, Ann. du Museum. Vol. X. 1807. CUVIER wies sie auch im Oberkiefer nach; siehe auch ESCHRICHT. Über die Entwicklung s. JULIN, Archiv de Biologie. I. Wichtige Notizen bei TURNER. Journal of Anat. and Phys. Vol. VII. X. XII. Zahlreiche genaue Angaben bei W. KÜKENTHAL, Walthiere. Th. II. Jena 1893.

In der Verschiedenheit der Form der Zähne bei den einzelnen Säugethierabtheilungen spricht sich die mannigfaltige Leistung der Zähne aus, die wieder mit der Art der Bewältigung der Nahrung in Zusammenhang steht. Indem wir die hauptsächlichsten Zustände des Gebisses in der Vergleichung der einzelnen Abschnitte vorführen, nehmen wir auf die fossilen Formen nur so weit Rücksicht, als damit phylogenetische Beziehungen in der Kürze darstellbar sind.

Die *Incisores* bewahren den primitiven Zustand am vollständigsten, da ihre Wurzel einheitlich bleibt und sie sehr häufig auch die conische Gestalt der Krone behalten. Sie dienen ihrer Lage gemäß mehr zum Ergreifen der Nahrung als zu einer weiteren Bearbeitung derselben, was mehr den hinteren Zähnen zukommt. Bei den kreatophagen *Beutelthieren* ist die Zahl der oberen vermehrt $\left(\frac{4-5}{3}\right)$, während sie bei den poephagen und carpophagen Beutelthieren in 3 ihr Maximum besitzt, was auch für die placentalen Säugethiere gilt $\left(\frac{3}{3}\right)$. Reductionen der Zahl sind bereits bei den letztgenannten Beutelthieren vorhanden, bei denen nur ein unterer Incisor sich erhält. Das ist auch der Fall bei manchen *Insectivoren* und wird von mächtigerer Ausbildung und horizontaler Stellung dieser Zähne begleitet. Andere dagegen besitzen die ursprüngliche Zahl, die bei Talpa im Unterkiefer sogar auf 4 sich erhöht. Bei den *Carnivoren* und insectivoren *Chiropteren* bestehen Nebenzacken. Schaufelartig treten die Zähne bei den *Hufthieren* auf, von denen die Wiederkäuer die oberen verloren, indess den unteren sehr allgemein der Caninus sich beigesellt hat. Das primitivere Verhalten bezüglich der unteren Incisorenzahl bieten die Moschusthiere. Nur bei älteren Formen der Ungulaten hat sich an den Incisoren eine deutliche Spitze erhalten (Anoplotherium, Oreodon). Um 1—2 vermindert haben sie sich bei manchen Schweinen (Dicotyles $\frac{2}{3}$, Phacochoerus $\frac{1}{3}$).

Bei vielen Chiropteren sind die oberen Incisores auf zwei reducirt, bei manchen oben wie unten nochmals um einen gemindert, oder die oberen fehlen gänzlich (Megadonten, Taphozous). Die Zweizahl waltet auch bei den *Prosimiern* vor, und ist bei den *Primaten* die herrschende. Manche Prosimier bieten eine noch größere Reduction, $\frac{1}{2}$ bei Tarsius, $\frac{1}{1}$ bei Chiromys. Kammartig erscheint die

Krone der unteren Incisores bei Galeopithecus. Mit Chiromys stimmen in der Zahl und Form der Incisores die sämmtlichen *Nager* überein, unter denen nur die Leporiden noch einen zweiten, bedeutend kleineren, dicht hinter dem größeren Incisor besitzen. Die Incisores der Nager sind zu Nagezähnen umgebildet, indem sie nur auf der äußeren Fläche eine meist gelblich oder bräunlich erscheinende Schmelzbedeckung besitzen, welche diese Schneidekante bildet. Ihr Wachsthum kommt nicht zum Abschluss, indem die Zahnpapille in bedeutendem Umfange persistirt. Der Zahn erstreckt sich dabei weit in den Kiefer, im Unterkiefer sogar zuweilen unter den letzten Molaris.

Die Entwicklung der Nagezähne führt auf die eocänen *Tillotherien* zurück, bei denen 4 Incisores bestehen. Von diesen ist oben der zweite, unten der erste zu einem Nagezahn umgestaltet. Bei der gleichfalls noch plethodonten Gattung Calamodon ist im Unterkiefer von drei Incisores der zweite sehr groß, der dritte als Nagezahn geformt, so dass bei den ältesten Zuständen schon eine Mannigfaltigkeit der nach jener Richtung gehenden Umwandlung der Incisores Platz gegriffen hatte.

Aus Incisoren sind auch die *Stoßzähne* der *Proboscideen* hervorgegangen, unter Verlust der anderen Incisores und der Canini. Sie besitzen dauerndes Wachsthum und demgemäß eine offene Pulpahöhle. Oben wie unten besteht ein solcher Zahn bei den älteren Mastodonten, während die jüngeren wie Elephas nur einen oberen (im Prämaxillare) besitzen, und bei Dinotherium jener des Unterkiefers besteht. Bei den Rhinoceroten sind gleichfalls nur $\frac{2}{2}$ Incisores vorhanden, von denen ein unterer wahrscheinlich aus einem Caninus entstand.

Der *Caninus* hat die primitive Form am vollständigsten bewahrt, und erscheint darin in der weitesten Verbreitung. Seine Wurzel ist einfach, nur selten bestehen deren zwei (am oberen bei Talpa). Durch seine Ausbildung theilt er nicht nur die ursprüngliche Function der Incisores, sondern wird auch, stark vorspringend und zugespitzt, als mächtige Waffe verwendbar.

Die *Insectivoren* besitzen ihn fast allgemein, die Chiropteren ohne Ausnahme und bei den *kreatophagen Beutelthieren* und den *Carnivoren* ist er in bedeutender Ausbildung ein typischer Bestandtheil des Gebisses. In manchen untergegangenen Abtheilungen hat der obere eine colossale Größe erreicht (Machaerodus). Bei den *Prosimiern* ist er nur in wenigen Fällen verschwunden (z. B. bei Chiromys), und die *Primaten* besitzen ihn stets, oft sehr mächtig (Cynocephalus). Etwas von seiner Art ist ihm auch beim Menschen erhalten geblieben, indem seine Spitze nicht selten das Niveau der Kaufläche der benachbarten Zähne überragt.

Einer Reduction des Caninus begegnen wir bei den *poephagen und carpophagen Beutlern*, bei den letzteren trifft sie den des Unterkiefers. Den *Nagern* fehlt er stets und bei den *Ungulaten* tritt er in sehr verschiedenen Zuständen der Aus- und Rückbildung auf, bis zum völligen Schwinden. Er äußert hier eine bedeutende Anpassungsfähigkeit, indem der untere bei manchen den Incisores auch formal sich anschließt, wie bei den Dinoceraten, den Oreodonten und den Ruminantiern. Der obere dagegen ist bei Dinoceras und bei den ältesten noch geweihlosen Cerviden

zu einem mächtigen Hauer entwickelt, während er mit der Ausbildung des Geweihes allmählicher Reduction unterliegt. Er tritt also hier seine Bedeutung als Waffe an ein neu entstehendes Gebilde ab, welches in jener Hinsicht zu großem Werthe gelangt. Die Moschiden bewahren beide Canini, den oberen zu Hauerform ausgebildet. Den Tylopoden kommen Canini von mäßiger Größe zu. Sehr ansehnliche Hauer stellen sie bei den Schweinen vor, wo sie zugleich eine lange Zeit oft eine Papillenhöhle besitzen. Allgemein finden sie sich auch bei den ältesten Perissodactylen. Sie bestehen bei Tapiren fort. Doch werden sie bei Rhinoceroten schon der Rückbildung entgegengeführt, wo ältere Formen noch kräftige Canini im Unterkiefer besitzen (Aceratherium). In der Reihe der Equiden sind sie bei den Palaeotherien und Aceratherien vorhanden, erfahren aber Rückbildungen des Volums, wie sie auch bei Equus nur von geringer Größe erscheinen.

Die größere Nähe der Molares am Kiefergelenk sichert eine bedeutendere Wirkung der unteren gegen die obere Reihe und lässt an der verschiedenen Wirkungsweise die mannigfaltige Art der Zerkleinerung der Nahrungsstoffe zum Ausdrucke kommen. Nach dieser Richtung sind die ursprünglich gleichfalls nur zum Festhalten dienenden Zähne differenzirt, nachdem sie *mit der Ausbildung einer Wangenhöhle* der primitiven Verrichtung mehr oder minder vollständig entzogen wurden. Der Zusammenhang zwischen ihrer Ausbildung und der Entstehung des Cavum buccale erweist sich am klarsten, da wo sie auf der Höhe ihrer Leistung stehen, indem dann jene Cavität meist auf Kosten der Weite der Mundspalte an Ausdehnung gewachsen ist. Die functionelle Bedeutung dieser Beziehung erhellt aus der Sicherung der von den Molares bearbeiteten Futterstoffe durch die Wandung der Wange. Mit den Veränderungen an der Krone geht auch an der *Wurzel* eine Änderung vor sich, durch Streckung der Krone wird die Wurzel in zwei getrennt. Durch solche mehrfache Wurzeln zeichnen sich die Molares der Säuger von den anderen Zähnen aus (denn nur höchst selten zeigt auch der Caninus zwei Wurzeln) und unterscheiden sich zugleich von den Zahnbildungen der aller übrigen Wirbelthiere. An den unteren Zähnen stehen die Wurzeln hinter einander, an den oberen neben einander, da der Oberkiefer zur Entfaltung des Zahnes in die Quere größeren Raum bietet. Da die Vergrößerung des Zahnes im Oberkiefer vorzüglich nach außen erfolgt, kann an der äußeren Wurzel wieder eine Theilung eintreten, indess die innere ungetheilt bleibt. An den Unterkieferzähnen findet niemals eine bedeutende Zunahme in die Breite statt, daher es bei der einmaligen Wurzeltheilung bleibt, und neue Theilungen zu den Seltenheiten gehören (Meles).

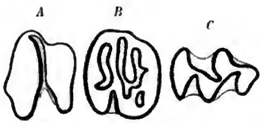
Die Ausbildung der *Krone* zeigt sich an den primitivsten, mehr oder minder noch kegelförmigen Molares durch Entstehung von Höckern oder Zacken. Indem solche vorn und hinten am primitiven Kegel auftreten, entsteht der *triconodonte* Typus, welcher den ältesten Säugern zukam und demgemäß einem ersten Stadium der Sonderung der Molares entspricht (Osborn). Während die Zacken hier in einer Reihe liegen, bildete sich unter Verschiebung der Nebenzacken eine neue Form, die *trituberculare* (Cope) aus. Die Nebenzacken kommen an den oberen Zähnen nach außen, an den unteren nach innen zu liegen. An den *unteren Zähnen*

gewinnt ein hinterer, fortsatzartig vorspringender Höcker (Talon) größere Bedeutung, wobei ihm auch größtentheils die Wurzel zufällt (Tubercular-sectorial-typus, Cope). Die Basis der Krone ist dadurch dreieckig gestaltet. Bei Insectivoren und Carnivoren sind solche Zähne in Verbreitung. Indem jener Anhang, zwei neben einander stehende Höcker tragend, sich höher gestaltet, kommt er in das Niveau der anderen Höcker, von denen der vorderste rückgebildet wird. Dann sind zwei vorn und zwei hinten stehende Höcker vorhanden. Von einem am Hinterrande der Krone vorhandenen Basalwulste können neue Höcker ausgehen.

An den *oberen Molares* geht die Höckerbildung innen vor sich, und der äußere oder Haupthöcker theilt sich in zwei (Trituberculartypus). An der Basis kommt wieder die Dreieckform zum Vorschein, aber die Anordnung des Höckers ist nicht dieselbe wie im Unterkiefer. Solche im Gebisse fossiler Säuger (aus dem Eocän) verbreitete Formen kommen noch vielen lebenden zu. Daran reihen sich Bildungen mit einem vierten Höcker, welcher aus einem hinteren Basalwulste hervorging und allmählich zur Kaufläche tritt. Die Basis der Krone gestaltet sich zu einer viereckigen, und die Kaufläche bietet vier Haupthöcker, zwischen denen noch neue Höcker sich geltend machen können. Von solchen Formen leitet sich das Molargebiss der Herbivoren ab.

Das Verhalten der Höcker, der oberen wie der unteren Zähne, kann im Einzelnen sich sehr mannigfaltig darstellen. Bleiben sie isolirte Kegel, so besteht noch ein engerer Anschluss an die Urform (*bunodontes* Gebiss). Eine Ausbildung von Außenhöckern zu scharf vorspringenden, schneidenden Kanten zeichnet die secodonte Form aus. Unter Abflachung innerer und äußerer Höcker und Ausbildung von Kanten an denselben, durch welche benachbarte Höcker unter einander als gerade oder gekrümmte Leisten zusammenhängen, entsteht das *lophodonte* Gebiss. Die Stellung der Leisten lässt wieder verschiedene Zustände hervorgehen. Bogenförmige oder halbmondförmig sich darstellende Leisten zeichnen das *selenodonte* Gebiss aus. Durch die Krümmungen des Schmelzes bei den lophodonten Formen wird die Leistungsfähigkeit der Kaufläche bedeutend gesteigert. Solche Faltungen des Schmelzes beherrschen meist den ganzen Zahn und liefern außerordentliche Complicationen für denselben, wie z. B. bei Nagern, für welche Fig. 44 Beispiele darstellt, ersichtlich wird.

Fig. 44.



Querschnitte von Molarzähnen einiger Nager. *A* Hase. *B* Biber. *C* Wühlmaus. Etwas unterhalb der Kaufläche. Der Schmelz ist dunkel dargestellt, der Cement punktirt. Das Zahnbein vom Schmelz umgeben unterscheidbar. (Nach Boas.)

Bei vielen derartigen Gebissen mit bedeutender Abnutzung der Kaufläche der Molares hat sich durch länger dauerndes Wachsthum des Zahnes eine Curvenformation gebildet. Anstatt mit der Wurzelbildung das Wachsthum abzuschließen, wächst die Krone innen weiter, und es kommt zu einer *säulenförmigen* oder *prismatischen* Gestaltung der Zähne, an welchen die Wurzelbildung entweder sehr spät

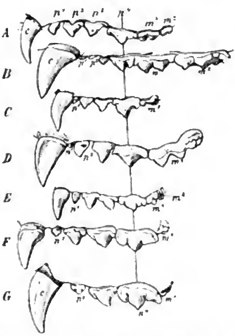
oder gar nicht auftritt. Dabei ist die ursprünglich mächtige Schmelzüberkleidung zu einer sehr schwachen Lage geworden, und die Lücken zwischen den in Lamellen übergegangenen Höckern füllt das Cement aus, welches bei dem Fortwachsen des Zahnes auch an der Kaufläche mit vortritt.

Obgleich wir schon bei den ältesten Säugethierresten einer *divergenten Bildung der Molares* begegnen und darin bereits veränderte Zustände erkennen müssen, so ist doch animalische Nahrung als die primitive anzusehen, und damit stehen jene verschiedenen Molargebilde nicht im Widerspruche. Auch die von dem Trituberculartypus am meisten abweichenden Zähne der Multituberculaten, mit mehrfachen (2—3) Längsreihen einer größeren Höckeranzahl, lassen noch keineswegs den Herbivorentypus erkennen. In dieser mit einigen anderen zusammen als *monotreme* Säugethierformen geltenden Abtheilung ist also in jener Divergenz schon etwas Ähnliches wie auf der nächsten Stufe, den *Beutelthieren*, vorhanden. Sie entbehren der Einheitlichkeit der Gebissformel, da bei ihnen bereits eine Trennung in kleinere Abtheilungen vor sich gegangen ist, und in diesen ergeben sich in Bezug auf die Molares die mannigfaltigen Befunde, wie sie bei den placentalen Säugern für die Ordnungen selbst maßgebend sind.

Bei solcher Divergenz ist das Gemeinsame um so wichtiger, wie es sich darin ausspricht, dass nur der dritte Molaris einen Milchzahn zum Vorläufer hat (FLOWER). Die hinter diesem folgenden 3—4 Zähne stellen die eigentlichen Molares vor, der erste derselben gehört vielleicht sogar noch zu den Prämolaren.

Bei den Placentalia ergeben sich wie für die übrigen Zähne auch für die Molares nähere Beziehungen unter einander bei den *Insectivoren*, *Chiropteren*, *Carnivoren* und *Pinnipediern*. Die letzteren besitzen sie noch gleichartig und auch von einfachem Bau, aber als von der Seite abgeplattete, meist einwurzelige Kegel, die auch mit einigen Nebenspitzen versehen sein können. Solche treten mächtiger bei den *Chiropteren* und *Insectivoren* auf, bei denen das Molargebiss sich aus ziemlich gleichartigen Zähnen zusammensetzt. Nur die ersten Paare Molares der Insectivoren sind meist vereinfacht, und ebenso der oft sehr reducirte letzte Molaris. Bedentendere ergeben sich bei *Carnivoren*, indem hier einige Molares eine große Ausbildung erlangen. Als Beispiel für *Zahnformeln* geben wir in Fig. 45 die Formeln für die Zähne des Oberkiefers einer Anzahl von Carnivoren, für welche wir hier auf die Differenzirung der Molares aufmerksam machen, welche sowohl in der Zahl als auch in der Form für den größten Theil des Gebisses den Charakter bestimmen, maßgebend für die generelle Verschiedenheit. Die Veränderung der einzelnen Molares erfolgt durch Vergrößerung der Zackenvorsprünge. Oben ist es der letzte Prämolaris, unten der erste Molaris, welcher dadurch als »*Reißzahn*« unterschieden wird. Die vor demselben befindlichen meist durch Lücken getrennten Prämolaren

Fig. 45.



Zähne des linken Oberkiefers von *A* Hund, *B* Bär, *C* Marder, *D* Dachs, *E* Herpestes, *F* Hyäne, *G* Löwe. *p* Prämolar. *m* Molar. (Nach BOAS.)

stellen die »*Lückzähne*« vor. Die hinter dem Reißzahn befindlichen Molares sind die Höckerzähne, deren Ausbildung bei mehr carnivorer Nahrung zunimmt (Ursidae). Sonst sind die hinteren Molares in fortlaufender Reduction (Fig. 45 *C—G*), und dasselbe gilt von den Prämolares. Diese schwinden von vorn her, wie die Molares von hinten.

Eine in selbständiger Richtung erfolgende Ausbildung der Molares ergiebt sich bei den *Rodentia* in Verbindung mit einer *Veränderung des Kiefergelenkes*. Indem letzteres in seiner Glenoidfläche eine Rinne vorstellt, in welcher der ihr angepasste Gelenkkopf des Unterkiefers sich gleitend bewegt, wird zwischen den Molares die Mahlbewegung ausgeführt. Die Näherung der Molarzahngruppe an das Kiefergelenk erhöht die Leistungsfähigkeit dieser Zähne, welche bei der Mehrzahl noch Prämolares mit umfassen, während sie bei den *Myomorphen* nur aus echten Molares bestehen. Immer jedoch sind sie einander gleichartig gestaltet. Geschlossene Wurzeln treffen sich bei den primitiven Formen, gepaart mit Höckerbildung auf der Krone und querer Verbindung der Höcker, während jüngere Formen prismatische Zähne mit fortdauerndem Wachsthume besitzen. Wenn auch dabei die Kaufläche sich eben gestaltet, so ist doch durch die größtentheils quere Richtung des Schmelzes bei der Bewegung der Kiefer in sagittaler Richtung wirksame Disposition dargestellt.

Die Rückbildung des Gebisses der *Edentaten* lässt da, wo überhaupt noch Zähne vorkommen, die Molares bestehen, und zwar in einfacherer Structur, insofern sie des Schmelzes entbehren, und auch in gleichartiger Formbeschaffenheit, aber mit mancher Besonderheit des feineren Baues. Ihre Zahl ist oft vermehrt, am meisten bei Dasypodiden, wo Prionodontus im Ganzen 65—74 Zähne besitzt, während Dasypus sexcinctus nur 9—10 Zähne zählt.

Die *Primaten* bieten durch die *Prosimier* noch Anschlüsse an die niederen Molarformen, indem die oberen Molares nur an der Außenseite verbreitert sind, und im Übrigen sich einfacher verhalten. Die Prämolares sind meist von minderem Volum mit einfacher Spitze. Bei den *Quadrumanen* sind die Prämolares noch mehr gesondert und der in der Regel bestehenden Verkürzung der Kiefer dadurch angepasst, dass die ursprünglichere Ausdehnung in die Längsrichtung der Kiefer einer Vergrößerung in die Quere gewichen ist. Bei den *Anthropoiden* ist dieses Verhalten bereits deutlich, und beim *Menschen* wieder eclatant. Aus derselben Ursache leitet sich auch eine Concrescenz der bei den Anthropoiden noch getheilt bestehenden Wurzeln der Prämolares ab, was an den unteren vollständiger als an den oberen sich darstellt. Die Krone der Prämolares trägt meist nur zwei neben einander befindliche Höcker, die der Molares ist mit vier oder fünf versehen. Bei den meisten Prosimiern beträgt die Zahl der Prämolares $\frac{3}{3}$, bei Galeopithecus und den Indris $\frac{2}{2}$, bei Chiromys $\frac{1}{0}$, bei den platyrrhinen Affen $\frac{3}{4}$, bei den katarrhinen $\frac{2}{2}$. Die Molares halten sich bei Prosimiern wie Quadrumanen ziemlich allgemein auf $\frac{3}{3}$. Nur Galeopithecus zeigt eine Vermehrung $\frac{4}{4}$ und den Arctopitheceen sind sie auf $\frac{2}{2}$ gemindert. Auch beim Menschen ist eine Reduction der Molares angebahnt, indem der dritte entweder verspätet oder gar nicht erscheint.

Das Molargebiss der *Ungulaten* zeigt sich in seinen primitivsten Zuständen — bei den fossilen *Condylarthren*, die wohl dem Ausgangspunkt dieser Abtheilung am nächsten stehen — noch in naher Beziehung zu jenem niederer Fleischfresser. In einigen Familien der Condylarthra besteht jedoch schon eine Verminderung des Umfanges der Prämolares und Zunahme der Höckerzahl der echten Molares. Das Gebiss ist ursprünglich bunodont. Bei den *Proboscidien* bilden die Höcker Querreihen (Mastodon). Sie fließen in Leisten zusammen, und am Hinterrande des Zahnes entsteht ein

Zuwachs neuer Leisten oder Höckerreihen, so dass schließlich jeder Zahn aus einer großen Zahl von Lamellen sich zusammensetzt. Von diesen treten die vorderen früher in Gebrauch als die hinteren, welche jünger sind. Über die Dentinleisten oder -Lamellen erstreckt sich der Schmelzüberzug und die Lücken zwischen den Leisten füllt Cement, so dass alle drei Bestandtheile am benutzten Zahn auf dessen Kaufläche zu Tage treten (Elephas). Mit dieser Ausbildung des Zahnes verbindet sich ein Wachsthum der Krone in die Höhe und eine Reduction der Zahl. Primitivere Formen der Probosciden, wie Dinotherien, besitzen noch Prämolares, die bei Elephanten nach und nach nicht mehr zur Entwicklung gelangen, so dass schließlich nur noch 1—2 Molares in jeder Kieferhälfte bestehen (Elephas).

Unter den *Perissodactylen* ist die bunodonte Molarform noch bei den ältesten Gliedern der Abtheilung anzutreffen (Hyracotherium). Nur die vorderen der vier Prämolares sind einfacher, die beiden letzten im Unterkiefer und drei des Oberkiefers nehmen successive Molarisform an. Bei den Tapiren sind einfache Querjoche an die Stelle der Höcker getreten, und die Assimilirung einiger Prämolares mit den echten Molares tritt hier, mehr aber noch bei den Rhinoceronten hervor, bei welchen auch an den oberen Molares ein vorderer, äußerer Basalhöcker Bedeutung gewinnt. In der Familie der Equiden wird an den auch die Prämolares umfassenden Molares im Oberkiefer eine doppelt eingebogene Leiste aus den beiden Außenhöckern gebildet, während die beiden Innenhöcker sammt Zwischenhöckern zwei schräg gestellte Leisten hervorgehen lassen, welche auch mit den ersten sich verbinden können. Diese noch bei Palaeotherium einfachere Form complicirt sich in der phyletischen Reihe der Equiden nach der Innenseite zu, und Ähnliches ist an den Zähnen des Unterkiefers der Fall. Zwei aus Außenhöckern entstandene nach außen gebogene Leisten bei den niederen Formen (Palaeotherium, Anchitherium) setzen sich mit einer inneren Doppelspitze in Zusammenhang, und diese selbst nimmt an Ausdehnung zu, während am Hinterrande ein neuer Vorsprung sich ausbildet. Verlängerung der Krone führt an oberen wie unteren Zähnen zur prismatischen Form.

Die *Artiodactylen* beginnen gleichfalls mit bunodontem Molargebiss, und diese Form erhält sich bei den Schweinen am vollständigsten. Zu den primitiven Haupthöckern, wie sie bei Dicotyles sich deutlich erhalten, kommen noch mehr oder minder ausgebildete Zwischen- und Nebenhöcker zur Complication der Krone (Sus). An die primitiveren Formen schließt sich Hippopotamus an, indem die Molares vier Höcker tragen, die jedoch wieder gefurcht sind. Durch halbmondförmige Gestaltung der in der Regel an den hinteren zu vieren vorhandenen Höcker wird schon in sehr alten Familien (Dichobune) die charakteristische selenodonte Molarform geschaffen, welche wieder Modificationen bietet. Die *Ruminantia* besitzen diese Molarform am ausgesprochensten, die Concavität der Halbmonde ist an den oberen Zähnen nach außen, an den unteren nach innen gekehrt. An den Prämolaren sind meistens zwei solcher Leisten vorhanden, vier an den Molaren, doch schließen sich ihnen auch darin die letzten Prämolares oft an.

Die prismatische Form wird gleichfalls erlangt bei Phacochoerus am hinteren Molaris und auch bei Cavicorniern an einem oder einigen der letzten Molares, wobei dann die vorhergehenden Übergangszustände sich darbieten.

Über das Gebiss der Säugethiere: F. Cuvier, Les dents des Mammifères. Paris 1825. Blainville, Ostéographie. Giebel, Odontographie. 1855. Für den Zahnwechsel der Marsupialia: Flower, Philos. Transact. 1867. Tomes, Die Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbelthiere, deutsch von Holländer. Berlin 1877. H. Pohlig, Dentition und Craniologie von Elephas antiquus. Nova acta Leopold. Carolin. Bd. LIII. No. 6. W. Leche, Über das Milchgebiss etc. der Chiropteren. Archiv f. Naturgesch. Bd. XLIII. R. Hensel, Über Homologien und Varianten in

den Zahnformeln einiger Säugethiere. Morphol. Jahrbuch. Bd. V. M. SCHLOSSER, Beiträge zur Stammesgeschichte der Hufthiere. Morphol. Jahrb. Bd. XII. Derselbe, Die Differenzirung des Säugethiergebisses. Biolog. Centralblatt. Bd. X. OSBORN, Evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. American Naturalist. 1888. E. D. COPE, The mechanical causes of the development of the hard parts of the mammalia. Journal of Morphology. Vol. III. Bezüglich der für die Phylogenese des Gebisses so wichtigen fossilen Formen s. außer den Monographien STEINMANN und DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890, FL. MAYO, The superior incisors and canines of Sheep. Bull. of the Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 1888. E. D. COPE, On the homologies and origin of the types of molar teeths of mammalia educabilia. Philadelphia 1874. Hauptarbeiten: W. LECHE, Ausführlich in Lunds Universit. Årsskrift. T. XII u. XIV. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere. Bibl. Zoolog. Heft 17. Stuttgart 1895.

Rückblick auf das Gebiss.

§ 285.

Dem Integument entstammend, erscheint das Gebiss der gnathostomen Wirbelthiere noch in primitiven Verhältnissen unter den Selachiern, da hier sowohl im Aufbaue seiner Bestandtheile, der Zähne, gleiche Verhältnisse wie an anderen Hartgebilden des Integuments obwalten, als auch ein directer Anschluss an jene erkennbar ist. Aber die Zähne haben in Form und Anordnung schon den Weg eingeschlagen, auf welchem sie ihre jetzt durch die Beziehungen zum Munde erlangte Function bewahren, die Wirkung auf die Bewältigung der Nahrung. Die Anordnung auf einer resistenten Unterlage, zunächst der Knorpel der Kiefer, sichert ihnen jene Leistung. Dieselbe vermannigfacht sich noch unter den *Selachiern* bei zahlreichen Modificationen der Gestaltung, wobei auch mancher Veränderung der Textur eine Rolle zukommt. Aber immer ist die Abstammung durch die Vergleichung nachweisbar.

Die Beschränkung des Gebisses auf die Kiefer erhält sich nicht weiterhin. Auch andere Regionen der Mundhöhle erhalten Bezahnung, wie ja auch das Ectoderm des Integuments nicht an den Kiefern seine Grenze hat. In zweifacher Weise begegnen wir der Bezahnung, *Chimären* und *Dipnoer* einerseits, andererseits *Ganoiden* und *Teleostei* bieten jene differenten Zustände. Im ersten Falle kommt außer dem Unterkiefer (Operculare) nur noch dem Gaumen Bezahnung zu, im zweiten ist diese ausgedehnt auf die Fortsetzung der Mundcavität in die Kiemenhöhle. In beiden Gruppen bestehen Zustände bedeutender Divergenz. Bei Dipnoi, wohl auch Chimären, sind die massiven Zahngebilde aus Concrescenz zahlreicher einfacher Zähne hervorgegangen, so dass in der Hauptsache nur je zwei oben und unten bestehende, aber mächtige Zähne die Kaufunction übernommen haben. Sie leisten gemäß ihrer Structur Bedeutenderes, als die einzelnen Zähne vermochten, und sind Anpassungen an die Lebensweise.

Im Gegensatze dazu herrscht bei den Ganoiden und Teleostei mit der weiteren Verbreitung eine außerordentliche Mannigfaltigkeit der Gestaltung derselben. Wenn auch mehrfache an der Begrenzung der Mundhöhle theilnehmende

Knochen mit Zähnen besetzt sind, tritt doch an den Kiefern selbst die Bezahnung in Vorherrschaft, und sie erlangen damit auch für die betreffenden Skelettheile Einfluss auf mancherlei Formverhältnisse derselben. An den Kiefern erhält sich auch, im Ganzen betrachtet, eine größere Gleichartigkeit der Zähne als an anderen Regionen. Wenn schon bei den Haien über den Raum der Mundhöhle hinaus, im respiratorischen Abschnitt des Kopfdarmes das Integument mit seinen Hartgebilden getroffen wird und darin eine Ausdehnung des Grenzbezirks sich ergiebt, so ist es nicht befremdlich, an der Innenseite von Kiemenbogen von Hautzähnchen ableitbare Hartgebilde anzutreffen, wenn auch das Integument hier wie sonst in der Mundhöhle in sogenannte Schleimhaut umgewandelt ist. Hin und wieder kommt auch der Zunge eine Bezahnung zu. Am häufigsten sind die oberen Gliedstücke vom hinteren Kiemenbogen mit Zahnbildungen ausgerüstet, und erhalten sich selbst in Fällen, wo die übrige Bezahnung verschwunden ist. Die durch die Verbreitung der Zähne gebotene größere Fläche bewirkt die Entstehung des Zahnersatzes *neben* den verloren gegangenen, doch finden sich hiervon, besonders an den Kiefern, mancherlei Ausnahmen. An diesem Ersatze nimmt die Bildung eines Schmelzorgans theil.

Der Zahnersatz erfährt keine Beschränkung, indem da, wo Concrescenzen herrschen, wenigstens eine Vergrößerung des Zahnes aus dem Materiale erfolgt, welches beim Aufbaue die Einzelzähne geliefert hatte.

Die bedeutende Mannigfaltigkeit der Zahnformen ist bei den *Amphibien* reducirt zugleich mit einer Beschränkung der zahntragenden Skelettheile. Wie die Ossa pharyngea noch fernerer Rückbildung verfallen sind, so betheiligen sich auch die Kiemenbogen überhaupt nicht mehr an dem Tragen von Zahnbildungen, welche jetzt nur an den Kiefern und den Nachbarknochen der Oberkiefer sich finden. *Das gesammte Gebiss ist bedeutend vereinfacht.* Das steht im Zusammenhang mit den minderen Anforderungen, welche hinsichtlich der Zerkleinerung der Nahrung bestehen. Die mit dem Wechsel des Aufenthalts eingetretene Änderung der Lebensweise macht jene Vereinfachung begreiflich. Der Zahnbesatz der Kiefer tritt in engere Schranken, und an den Zähnen selbst kommen die einfacheren Befunde zur Regel, welche nur in seltenen Fällen (Labyrinthodonten) Ausnahmen erfährt. Im Zahnersatz walten aber noch die bei den Fischen angetroffenen Zustände, aber wieder in einfacherer Art. Wohl kommt ein Theil dieser Verhältnisse auf Rechnung der Beschränkung der ganzen Abtheilung, die auch hinsichtlich ihrer paläontologischen Formen keine bedeutende Ausdehnung besitzt.

Die bei den Amphibien kund gewordene Reduction des Gebisses hinsichtlich der es tragenden Skelettheile bleibt auch bei den *Reptilien*, bei denen nicht einmal alle bei Amphibien bezahnt getroffenen Knochen in diesem Falle sind. Die Zähne selbst empfangen eine bedeutendere Ausbildung, und wenn auch in den niederen Abtheilungen mehr oder minder gleichartig, mit geringem Größenunterschied der einzelnen, kommt es in höheren Abtheilungen zu einer ausgesprochenen Differenzirung auch einzelner Zähne (Dinosaurier). Ein

stetiger Ersatz der Zähne steht dem Verlust gegenüber und erhält das Gebiss in gleicher Wirksamkeit. Eine *Ausbildung der Wurzel* erfolgt bis zu einem gewissen Grade, und auch von Seite der Kiefer tritt in der Alveolenbildung allmählich eine die Individualität des Zahns erhöhende Einrichtung hinzu.

Die Steigerung der Function des Zahns wird bei den *Säugethieren* sowohl durch größere Solidität des Zahns als auch durch den hier erst vollzogenen *Abschluss der Wurzel* erreicht. Dadurch wird das Wachsthum des Zahnes beendet, und nur in einzelnen Fällen unterbleibt jener Abschluss, wodurch dem Zahn ein dauerndes Wachsthum gestattet ist. Die Ausbildung der Wurzel lässt durch vollkommene Anpassung der Alveole an jene eine bedeutendere Festigkeit in den Kiefern gewinnen, und diese wird bei mehrwurzeligen Zähnen noch gesteigert. Durch vollständigeren Verbrauch der Zahnpapille für Bildung des Zahnbeins wird der Binnenraum des Zahns, die Zahnhöhle, beträchtlich gemindert, und der Schmelz erhält auf der Krone eine bedeutende Mächtigkeit. Im Ganzen besteht das Gebiss aus einer *geringeren Zahl von Zähnen* als noch bei der Mehrzahl der Reptilien, und diese Minderung erscheint in allen Abtheilungen meist in verschiedener Art zum Ausdruck gelangt. Sehr verbreitet sind Zustände von Zähnen, welche in der Minderung ihres Volums der Rückbildung nahe stehen, indess sie bei verwandten Gattungen bereits fehlen. Mit der Ausbildung des Gebisses durch die Vervollkommnung der Zähne geht also eine Verringerung derselben einher. Nur ausnahmsweise kommt dem Gebisse eine größere Anzahl von Zähnen zu, von gleichartiger Beschaffenheit (Cetaceen), und dadurch wird an niedere Zustände erinnert, wenn auch den Zähnen selbst die oben angeführte Ausbildung, auch der Wurzel, geblieben ist.

Die bei Reptilien noch in verschiedenen Abtheilungen bestehende große Mannigfaltigkeit der Formen ist im Ganzen gemindert, wenn wir von manchen in engeren Abtheilungen bestehenden Differenzirungen absehen. Die *Differenzirung des Gebisses* in besondere Zahnarten befindet sich *innerhalb engerer Schranken*, sowohl hinsichtlich der Zahl der Zähne, als auch in Bezug auf deren Form. *Vordere und hintere Zähne bewahren aus den differenten Leistungen entsprungene verschiedene Gestalt*, die sogar einer Structurdifferenz entsprechen kann. Die *Incisivi* werden schon bei älteren Formen von 4—5 jederseits auf 3—2 beschränkt und erhalten Meißelform. Die *Canini* gewinnen ihre conische Gestalt schon bei den älteren Formen. Die hinteren oder *Backzähne*, gewöhnlich als *Prämolares* und *Molares* unterschieden, sind in größerer Mannigfaltigkeit, dieser Abschnitt des Gebisses ist fast allgemein heterodont. Der *trituberculare Typus* bildet einen Ausgangspunkt, von welchem eine bedeutende Zahl verschiedener Formen sich ableitet. Jedenfalls kommt hier eine allgemeinere Übereinstimmung der Zahnbildungen zum Ausdruck, und für die Variation bietet sich auch bei beschränkter Zahl der Zähne ein weites Feld. Das ergiebt sich in der *Vermehrung der Instanzen*, aus welchen die Besonderheit dieser Zähne hervorgeht, und die auch das Verhalten der Wurzeln betreffen.

Das Bestehen mehrfacher Dentitionen wird im Allgemeinen mit den

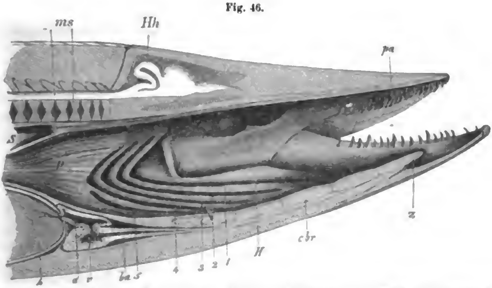
Reptilien getheilt und hat sich auf vier bestimmen lassen, von denen zwei (II, III) allgemein sind. Allein im speciellen Verhalten ergiebt sich eine Anzahl noch der Aufklärung harrender Punkte, von denen der höchst unvollkommene Zahnwechsel niederer Säugethiere (Marsupialier) als der hervorstehendste gelten darf. Da in den horizontalen Querreihen des Gebisses keineswegs primitive Zustände gegeben sind, kann auch ein Übergreifen der einen in die andere nichts absolut Fremdes sein. Der höhere Zustand der Säugethiere spricht sich wie in Allem, so auch im Verhalten der Bezahnung aus.

Von der Kopfdarmhöhle. (Gaumen.)

§ 286.

Von der Gesammtheit der Kopfdarmhöhle der Gnathostomen nehmen wir nach der Vorführung der Bezahnung die Decke in Betracht, um dann den Boden mit der Zunge und schließlich die zum Darmrohr führende Endstrecke folgen zu lassen. Den als Kiemenhöhle erscheinenden Raum bringen wir mit den von ihm aus entstandenen Organen der Luftathmung in gesonderte Darstellung. Am Dache der Kopfdarmhöhle der Cranioten, welche *mit ihrem vorderen Abschnitte zugleich die Mundhöhle vorstellt*, sehen wir mannigfache Veränderungen sich vollziehen, die theils mit der Bewältigung der Nahrung, theils mit der Athmung im Zusammenhang stehen und so aus den beiden primitiven Hauptfunctionen jenes Abschnittes des Darmsystems sich ableiten.

Fig. 46.



Medianschnitt durch den Kopf von Esox lucius. Kiefer- und Kiemenapparat, behufs vollständigen Einblicks in den Binnenraum ventralwärts gezogen. *Hh* Hinterhirn. *ms* Rückenmark. *pa* Gaumenzähne. *z* Zunge. *cbr* Copulae der Kiemenbogen. *H* Zungenbeinbogen. *P* Pharynx. *1, 2, 3, 4, 5* Kiemenbogen, zwischen denen die Spalten sichtbar sind. *ba* Bulbus arteriosus. *v* Herzkammer. *a* Vorhof. *h* Leber. *S* vorderes Ende der Schwimmblase.

Bei *Fischen* (vergl. Fig. 46) und *Amphibien* wird die Decke des ziemlich weiten Raumes von der der Schädelbasis gebildet; die dort betrachteten Skeletbildungen

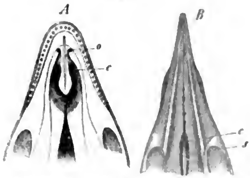
sind die Grundlage jener Decke, und darin ergeben sich wieder manche hier nicht zu erörternde Verschiedenheiten. Nur der Betheiligung der Kiemenbogen an der oberen Abgrenzung sei hier Erwähnung gethan, indem dadurch eine bei Knochenfischen bedeutende Modification entsteht, die in den »Ossa pharyngea superiora« (s. oben) sich ausspricht. Wie es hier wohl der Zahnbesatz war, welcher diese Theile in wirksame Lage brachte, so sind es auch andere *Zahnbildungen* an den oberen Skeletbegrenzungen der Kopfdarmhöhle, wodurch mannigfaltige Zustände, Modificationen des Reliefs entstehen. Eines eigenthümlichen Apparates, der in dem *contractilen Gaumenorgan* der Cypriniden besteht, kann gleichfalls hier gedacht werden.

Die großartigsten Umgestaltungen der Mundhöhlendecke nehmen vom Geruchsorgan ihren Ausgang. Wie bei diesem dargethan, bilden sich schon sehr frühzeitig (bei den *Selachiern*) Beziehungen zur Mundspalte aus, und bei den *Chimären* wie bei den *Dipnoern* sehen wir eine Rinne geradezu die Oberlippe durchsetzen. Die *Amphibien* bieten jene Rinne zu einem Canale ausgebildet, welcher in die Mundhöhle selbst mündet. Bald liegt diese Öffnung noch weit nach vorn, bald ist sie weiter nach hinten gerückt, ohne jedoch den vorderen Theil des Mundhöhlendaches zu überschreiten. Damit sind neue Beziehungen des Riechorgans aufgetreten. Durch seinen Binnenraum, die Nasenhöhle, ist eine neue Communication der Kopfdarmhöhle mit der Außenwelt hergestellt, und *diese tritt als Luftweg für die Lungenathmung in Verwendung.* Ich verweise hier noch auf die Bd. I, S. 954 vom Riechorgan gegebene Darstellung. Die Amphibien führen diese Einrichtung zu keiner höheren Entfaltung, und das Dach der Mundhöhle bleibt in seinem primitiven Verhalten, Umstände, die mit dem geringeren Athmungsbedürfnis dieser Thiere Hand in Hand gehen. Für die Hauptsache haben wir also eine äußere und eine innere Nasenöffnung, und die letztere kann bereits als *Choane* bezeichnet werden.

Ein großer Fortschritt für die Ausbildung der neuen Luftleitwege durch die Nasenhöhle bildet sich erst bei den *Reptilien* aus. Von der Mündung des inneren Nasenganges aus und in der Umgebung desselben entsteht ein Raum, welcher den Luftweg nach der Mundhöhle zu fortsetzt. Die *Lacertilier* zeigen die primitiveren Zustände bei den *Erdagamen*, die inneren Mündungen sind hier jedoch einander bedeutend genähert und führen in eine gemeinschaftliche Vertiefung des Mundhöhlendaches, die nach hinten flach ausläuft (Phrynosoma). Weiter ist die Einrichtung bei den Baumagamen gediehen, zum Theil in Anpassung an die gestrecktere Kopfform. Die inneren Nasengänge laufen in convergirende tiefe Rinnen aus, die in eine mediane breite Rinne sich fortsetzen, welche lateral von innen durch eine Leiste begrenzt wird. So liegt am Mundhöhlendache ein nach hinten zum Pharynx führender Halbcanal (Calotes, Draco), der sehr charakteristisch sich darstellt. Bei den Monitoren ist diese Rinne sehr flach und bedeutend verbreitert, was den weiter aus einander gerückten inneren Nasengängen entspricht, welche gleichfalls gegen sie verlaufen. Ähnlich verhalten sich auch die Ascalaboten. Während bei allen bisher erwähnten

Sauriern die erweiterten und rinnenförmig ausgezogenen inneren Nasengänge gegen die Mundhöhle größtentheils offen liegen, wenn auch nicht selten lateral überdeckt, geschieht bei Chamaeleo eine vollständige Überbrückung, indem von der Seite her eine häutige Platte bis zur Medianlinie sich über sie herlagert. Dann finden sich die Nasenhöhlen im Abschlusse gegen den Vorderraum der Mundhöhle, die beiden Gänge führen aber nach wie vor in einen medianen, mit schmaler Längsspalte mit der Mundhöhle communicirenden Canal, dessen hinteres Ende sich etwas erweitert.

Fig. 47.



A Gaumenfläche einer Eidechse (Hemidactylus) *B* eines Vogels (Turdus). *o* Mündung des Jacobson'schen Organs. *c* Choane. *s* Septum nasi.

So wird bei allen Lacertiliern ein Theil der Mundhöhle in die Dienste des Luftweges gezogen und schließt sich den Nasenhöhlen an, deren primitive innere Mündungen unter rinnenförmiger Erweiterung in den vorderen paarigen Abschnitt jenes Raumes übergehen.

Die bei den Eidechsen ziemlich verschiedenartigen Zustände des Mundhöhlendaches stellen Anfangsstadien des Abschlusses der vorderen, die inneren Nasenöffnungen begrenzenden Theile der Mundhöhle gegen den übrigen Raum der letzteren vor. Der Abschluss ist etwas weiter fortgeschritten bei *Schlangen* und *Schildkröten*, deren Embryonalzustände jene Vorbereitungsstadien nur vorübergehend besitzen. Die im Gegensatze bei den meisten Lacertiliern durch ein schmaleres Septum von einander getrennten Nasenhöhlen zeigen ihre inneren Mündungen nahe bei einander und durch einen von vorn nach hinten entfalteten Theil des Mundhöhlendaches derart überbrückt, dass die Mündungen, welche die *Choanen* vorstellen, mehr nach hinten zu gerichtet sind. Ihre Begrenzung bietet keinerlei Differenzirungen dar. Die mediane Überdachung des Raumes der Mundhöhle stellt den *Gaumen* vor, der bei vielen Schlangen nur von geringer Ausdehnung ist, am meisten bei den Sauropoden entfaltet. Er wird größtentheils durch Weichtheile dargestellt, bei den Schildkröten liegt ihm das Vomer, seitlich noch ein kleiner Theil des Palatinum zu Grunde. Durch diesen Abschluss ist ein, wenn auch kleiner Theil der oberen Mundhöhlenwand definitiv in die Nasenhöhle einbezogen, mit welcher er bei den Eidechsen bereits in functionellem Connexe stand, da er hier schon als Luftweg diente. Durch dieses Nachhintenrücken der Mund-Nasenhöhlen-Communication wird die Öffnung des nasalen Luftweges in unmittelbare Nähe des Kehlkopfeinganges geführt und dadurch der Athmung ein wichtiger Dienst geleistet. Den hinter der Öffnung befindlichen Raum, welchen die Communicationen mit der Paukenhöhle auszeichnen, bildet der *Pharynx*.

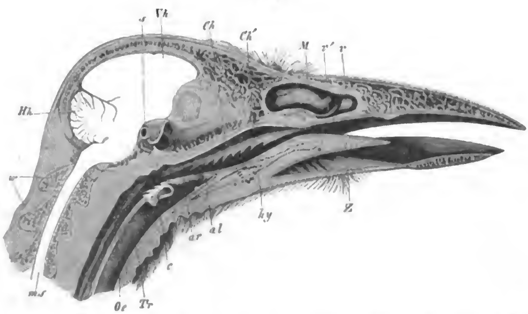
Bei den mannigfachen an der inneren Mündung der Nasenhöhlen bestehenden Einrichtungen kommt noch der *Zunge* eine wichtige Leistung für die Herstellung

der Continuität der Athmung zu. Nicht wenige im Bereiche jener Mündungen am Gaumen befindliche Structuren erweisen sich als *Anpassungen an die Zunge* (GÖPPERT), so dass nur mit Berücksichtigung auch dieses Organs das Ganze verständlich wird *im Dienste der Respiration.* Die Kopfdarmhöhle hat den ursprünglich einfachen Zustand schon bei den *Amphibien* aufgegeben und bei den *Sauropsiden* in steigender Weise Antheil an dem Fortschritte der nutritorischen Vorrichtungen in reicherer Differenzirung.

Die Bildung eines zugleich den Boden der Nasenhöhle vorstellenden Gaumens hat bei den *Crocodilen* eine bedeutendere Ausdehnung erfahren, für welche vermittelnde Zustände bei den lebenden Reptilien nicht vorhanden sind. Indem nicht bloß Maxillare und Palatinum, sondern auch das Pterygoid sich median im Gaumen vereinigen, empfangen die Choanen eine so weit nach hinten gerückte Lage, wie sie selbst bei Säugethieren nur in vereinzelten Fällen vorkommt. Eine vor den Choanen nach hinten vorragende Schleimhautfalte bildet die erste Spur eines Gaumensegels.

Engeren Anschluss in der Einrichtung des Gaumens bieten die Vögel an die Lacertilier dar, und zwar zeigt sich bei den Carinaten der Gaumen durch seitliche Platten vorgestellt, welche eine mediane Längsspalte begrenzen, die Communication mit der Nasenhöhle. Wir leiten diesen Zustand von einer Weiterbildung der bei Eidechsen die inneren Nasenöffnungen lateral begrenzenden

Fig. 48.



Kopf von Corvus corone im medianen Durchschnitt. Die Nasenscheidewand ist im Bereiche der Muscheln entfernt. *M* Riechmuschel. *v* Vorhofmuschel. *v'* Vorhofgrenze. *Ch* Choane. *Ch'* Choanenrand. *Vh* Vorderhirn. *Hh* Hinterhirn. *s* Sattellehne. *ms* Rückenmark. *Z* Zunge. *hy* Zungenbeinkörper. *al* Eingang in den Kehlkopf. *ar* Arytaenoidknorpel. *c* Cricoidknorpel. *Tr* Trachea. *Oe* Ösophagus. *w* Halswirbel.

Leisten ab. Diese *Choanenspalte* pflegt nach hinten zu sich etwas zu erweitern und flach auszulaufen. Sie führt bei den meisten direct in beide Nasenhöhlen, indem das schmale Septum erst gegen sie sich heraberstreckt. Solche Zustände

bieten Tauben, Hühner, auch die Accipitres und viele andere dar, indess bei Papageien und Passeres die Spalte kürzer, aber beträchtlich breiter sich darstellt und mehr den Choanen entspricht. Weit nach hinten ist diese nasale Communication bei den Ratiden gerückt, wie sie z. B. bei Struthio von schräg nach hinten divergirenden und auslaufenden Seitenrändern umfasst wird. Je nach der Ausdehnung der Choanenspalte nach vorn hin zeigt sich der Gaumen der Vögel mehr oder minder einheitlich abgeschlossen. Er bietet verschiedene von seiner Schleimhautbekleidung ausgehende Reliefbildungen dar, von denen wir Reihen längerer, die Choanenspalte umsäumender derber Papillen, die übrigens auch an der Seite der Choanen von Schildkröten (Chelonia) sehr ausgebildet sind, als ziemlich verbreitet aufführen wollen.

Die bei *Eidechsen* noch unvollständige, erst im Beginne befindliche Gaumenbildung lässt eine Strecke des Luftweges durch die Mundhöhle gehen, ähnlich wie es bei Amphibien der Fall ist. Aber schon bei Amphibien leitet dieser Weg beiderseits um die Zunge nach hinten, und bei der Mehrzahl der Saurier ist die Zunge dadurch betheiligt, dass sie die mediane Furche, gegen welche die inneren Nasengänge leiten, zu einem Canal abschließt. Gegen dessen hinteres Ende tritt der Larynx in die Höhe. Bei Schlangen legt er sich, mit einem Theile der Luftröhre in den Pharynx vorspringend, geradezu in die rinnenförmige Vertiefung am Dache des Pharynx und tritt so unmittelbar zu den Choanen heran. Ähnlich verhalten sich auch die *Schildkröten*, und bei den *Vögeln* ist der directe Anschluss der Larynxspalte an den weitesten Abschnitt der Choanenspalte nicht minder ersichtlich (vergl. Fig. 48).

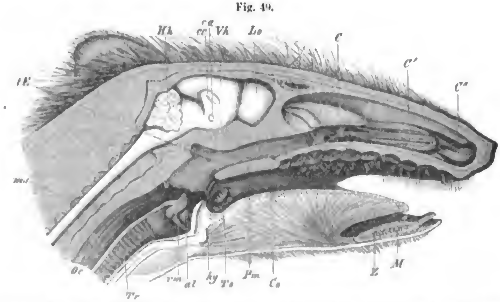
In der seitlichen und hinteren Umgebung der Choanenspalte der Vögel birgt die Schleimhaut mehr oder minder zahlreiche follikelartige Bildungen, aus denen feine Öffnungen leiten. Auch hinter der Tubenmündung sind ähnliche Gebilde vorhanden. Diese Organe sind bei Hühnern, auch bei den Accipitres sehr ausgebreitet, auch bei Anatiden, fehlen übrigens auch anderen Vögeln nicht. Sie sind zum Theil als *Tonsillen* gedeutet worden (Rapp, Arch. f. Anat. u. Phys. 1836). Erst eine erneute Untersuchung kann darüber Aufklärung bringen.

Die primitiven Zustände der Decke der Mundhöhle finden sich bei den *Säugethieren* auf die Embryonalperiode beschränkt, innerhalb welcher nicht nur frühere, bei Reptilien bleibende Stadien durchlaufen werden, sondern auch noch manche neue Organisationen hinzutreten, die von den uns unbekannten Vorfahren der Säugethiere erworben worden sind. Mit dem Abschlusse des Gaumens bleibt aber auch bei Reptilien eine vordere Communication mit der Nasenhöhle bestehen, der *Canalis naso-palatinus*. Es ist die alte *Mündung der primitiven Nasenhöhle*, von welcher sich das *Jacobson'sche Organ* abgezweigt hat, welches hier seine Verbindung mit der Mundhöhle bewahrte (vergl. Bd. I, S. 974). Diese Communication stellt sich in verschiedener Weite dar. Bedeutend bei Ungulaten, ist sie oft reducirt, beim Menschen völlig geschwunden. Eine einfache Papille bezeichnet am Gaumen die Stelle, an welcher die beiderseitigen Canales incisivi zur Mündung kommen. Sie ist in Jugendzuständen meist stärker ausgeprägt (Fig. 54 B, p).

Am Gaumenabschlusse ist sowohl Maxillare als Palatinum betheiligt, bei manchen sogar noch das Pterygoid (Edentaten). Die Choanen sind daher allgemein nach hinten gerichtet, und es scheidet sich der hinter ihnen befindliche Raum bis

zum Kehlkopf herab als *Pharynx* von dem vom Boden der Nasenhöhle überdachten eigentlichen Mundhöhlenraume. Dieses knöcherne Dach der Mundhöhle, welches zugleich den Boden der Nasenhöhle vorstellt, bildet aber bei den Säugethieren nur den vorderen Abschnitt des Gaumens, den man als harten Gaumen (*Palatum durum*) von einem hinteren, neu hinzugekommenen, dem weichen Gaumen (*Palatum molle*, *Velum palatinum*) unterscheidet (vgl. Fig. 49). Von der Seite her, theils an der Schädelbasis in der Nähe der Choanen, theils an der unteren Choanenumgrenzung zur Ursprungsbefestigung gelangende Muskeln betten sich in eine von den unteren Choanen begrenzte Schleimhautduplicatur, welche seitlich in die Wandung der Mundhöhle und ebenso jene des Pharynx sich fortsetzt. So entsteht eine *muskulöse Platte*, welche die Scheidung von Mund- und Nasenhöhle nach hinten zu fortsetzt und den obersten Pharynxraum in nähere Beziehung zur Nasenhöhle bringt (Cavum pharyngo-nasale). In dieses Cavum mündet seitlich die Eustachi'sche

Fig. 49.



Medianschnitt durch den Kopf von Erinaceus europaeus. Die Mundhöhle ist geöffnet dargestellt und die Speiseröhre gleichfalls. Durch letztere ward der Kehlkopf vom Gaumensegel entfernt und in seiner Ausdehnung sichtbar gemacht. *C*, *C'*, *C''* Nasenmuscheln. *Lo* Lobus olfactorius. *Vh* Vorderhirn. *cc* Corpus callosum. *ca* Commissura anterior. *Hh* Hinterhirn. *ms* Rückenmark. *M* Unterkiefer. *Z* Zunge. *Co* Mundhöhle. *Pm* Gaumensegel. *To* Tonsille. *hy* Zungenbeinkörper. *al* Aditus laryngis. *vm* Ventriculus Morgagnii. *Tr* Trachea. *Oe* Ösophagus. *Te* Mündung der Tuba Eustachii.

Trompete ein. Es bildet eine unpaare Fortsetzung der Nasenhöhle nach hinten zu, und seine durch das Velum palatinum dargestellte vordere und untere Abgrenzung *besitzt die wesentlichste Bedeutung in der Beziehung zu dem durch die Nasenhöhle in den Kehlkopf führenden Luftweg.* Während bei den Reptilien (Schlangen, Schildkröten) der am Boden der Rachenhöhle vorspringende Kehlkopfeingang in unmittelbare Nähe der Choanen trat, und bei den Vögeln die in der Ebene des Gaumens befindliche Choanenspalte gleichfalls angeschlossen wird, finden sich die Choanen der Säugethiere in größerer Entfernung vom Kehlkopf, was durch die Bildung des ausschließlich als Luftweg dienenden Cavum pharyngo-nasale aufgewogen wird.

Sowohl der harte als der weiche Gaumen lassen aus ihren Beziehungen

Sonderungen entstehen, welche mannigfach in die Functionen der Kopfdarmhöhle fördernd und modificirend eingreifen.

Der *weiche Gaumen*, dem eine größere Zahl wichtiger Leistungen zukommt und den wir desshalb zuerst vorführen wollen, senkt sich vor der Epiglottis über dem Zungengrunde herab und begrenzt so den Übergang von der Mundhöhle zum Pharynx (Isthmus faucium), seitlich bogenförmig zur Zunge und nach hinten in den Pharynx fortgesetzt. Schon von den Monotremen an legt sich die Epiglottis auf die hintere Fläche des weichen Gaumens (Fig. 50), und der Kehlkopf öffnet sich somit in den oberen Pharynxraum, in welchen die Choanen münden, wodurch eine Continuität des in der Nasenhöhle gegebenen Luftweges mit dem Kehlkopfeingang besteht. Diese die Respiration sichernde Einrichtung findet sich, obwohl mit manchen Modificationen, in allen Abtheilungen der Säugethiere.

Fig. 50.



Pharynx und Kehlkopf von Ornithorhynchus in dorsaler Ansicht. *pn* Pharyngo-nasal-Raum. *E* Epiglottis. *oe* Beginn des Ösophagus. * Fauces. (Natürliche Größe.)

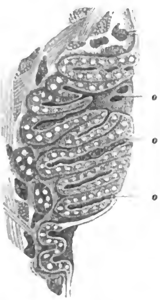
Durch dieses Verhalten scheint der Speiseweg der Säugethiere die sich ihm entgegenstemmende Epiglottis derart zu umgehen, dass er lateral von ihr seine Richtung nimmt, wobei die Epiglottis mehr oder minder auf die andere Seite gedrängt werden mag. Bei den Monotremen ist bereits diese Umgehung der Epiglottis nicht zu verkennen. Der freie Rand, in seiner Bogengestaltung zum Pharynx ziehend, bildet den Arcus palato-pharyngeus. Jederseits erstreckt sich eine tiefe Furche, die *Faucalfurche*, vom Zungengrunde zum Pharynx herab. Aber bei vielen anderen senkt sich das Velum nicht bis zum Zungengrunde, und es zeigt sich der Rand des Velums mit einem der Epiglottis entsprechenden Ausschnitte. Das dadurch freiere Velum vermag dann unter sich einen continuirlichen Weg zu gestatten, wie solcher z. B. bei den Carnivoren sich ausprägt.

Das Verhalten der Epiglottis zum Gaumensegel und die daraus entspringende Bedeutung dieser Theile für die Athmung führen zu manchen Umbildungen. Bei Ungulaten tritt der Arcus palato-pharyngeus gegen die hintere Pharynxwand. Bei Wiederkäuern umkreist jener Bogen den Larynxeingang, indem er sich hinten mit dem anderseitigen vereinigt. Bei wirkender Muskulatur kann der Kehlkopfeingang sammt seinen zum Pharynx getretenen Zügen vom Gaumen umfasst werden, so dass der obere die Choanen aufnehmende Pharynxraum eine Fortsetzung der Choanen zum Kehlkopf vorstellt. Die Schweine besitzen diese Einrichtung durch mächtige Ausbildung der palato-pharyngealen, zu einer vorn in die Choanen fortgesetzten *Pharynxtasche* (*Bursa pharyngea*) umgebildeten Muskulatur, in welcher die Theile der Umgebung des Kehlkopfeinganges in verschiedenem Umfange einragend zu treffen sind. Auch in anderen Abtheilungen kommen ähnliche Bildungen vor, aber eine besondere Bedeutung erlangt die Pharynxtasche bei den *Cetaceen*, deren »*Spritzsack*« daraus entstanden ist. Auch sonst bestehen bei Säugethieren in dieser Region mancherlei Eigenthümlichkeiten, im Ganzen mehr untergeordneten Ranges. Wenn wir dabei auch der *Pharynxtonsille* gedenken, so geschieht es

mehr, um diese von lymphoidem Gewebe der Schleimhaut ausgegangene Bildung den wahren *Tonsillen* für fremd zu erklären, da ihr die besonderen Tonsillenbefunde wie auch die scharfe Abgrenzung abgehen.

Durch die Leitung des Speiseweges auf seitlichen Bahnen unter dem weichen Gaumen hindurch sind an letzterem selbst Anpassungen anderer Art hervorgerufen worden. Für fast alle Säugethiere gilt die einfache Bogenform des freien Randes als Regel; denn auch bei der Umbildung der Pharynxtasche ist dieser Zustand vorhanden. In den primitiveren Formen des Velum palatinum ist die ihm zu Grunde liegende muskulöse Platte von ziemlich gleichmäßiger Dicke. Bei einer Anzahl von Säugethieren ist eine mediane Verstärkung vorhanden, welche an der hinteren Fläche als Wulst hervortritt. Lateral davon besteht der Durchgang von der Mundhöhle zum Pharynx. Während hier in der Regel die Muskulatur bis zum freien Rande des Velum sich erstreckt, hat sie sich bei anderen jederseits bogenförmig zurückgezogen, nur die Schleimhaut setzt sich als Duplicatur zum Rande fort.

Fig. 51.



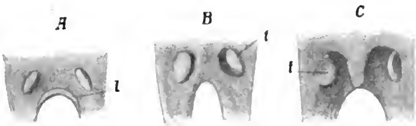
Durchschnitt durch eine Tonsille des Menschen. *o, o, o* Mündungen der Balgdrüsen, deren Wände man mit Follikeln besetzt sieht. (Schwache Vergrößerung.) (Nach Schmidt.)

An der seitlichen Wandfläche des weichen Gaumens, da wo der Arcus palatoglossus lagert, findet sich jederseits die als Tonsille (Mandel) bekannte Bildung. Sie wird durch Balgdrüsen in verschiedener Art der Gruppirung dargestellt. Meist sind sie durch zahlreiche kleine Öffnungen leicht erkennbar.

Im Verhalten des weichen Gaumens ergeben sich noch manche andere bemerkenswerthe Verhältnisse, welche mit seiner Function im Zusammenhange stehen und zum Theile an die Tonsille anknüpfen. Wir gehen dabei von dem primitiven Zustande des Velums aus als einer einfacheren Fortsetzung des Gaumens in einer am freien Rande bogenförmig ausgeschnittenen, wenn auch bald Muskulatur enthaltenden Membran, welche zwischen Zungenwurzel und Epiglottis vorragt. Ihr freier Rand ist membranös und kann auch umgeschlagen sich darstellen. Die Tonsillen liegen an der *vorderen* resp. dem Cavum zugekehrten Fläche dieser Membran. So sehen wir sie auch bei *Prosimiern*. Vielleicht erwächst aus diesem Verhalten einmal eine tiefere Einsicht in die Bedeutung des Organs. Es zeigt sich bald in planer Umgebung (Stenops) (Fig. 52 *A*), bald in einer einfacheren Einsenkung (Lemur, *B*), oder die Einsenkung erhält eine Taschenform (Otolicnus, *C*), indem sie medianwärts schärfer abgegrenzt sich darstellt. An der Einsenkung bildet die Muskulatur eine dünnere Schicht, während median ihr eine größere Mächtigkeit zukommt. Das wird aus der Abbildung (*C*) zu ersehen sein. Mit den Primaten stimmen in der Hauptsache die Arctopitheci überein, und auch die Platyrrhinen besitzen die andere Velumbildung. Bei den Catarrhinen wird

der mediane Längswulst selbständiger und gelangt in verschiedenem Maße zur Entfaltung als Uvula (Zäpfchen). Es sind also zweierlei Processe, aus denen diese hervorgeht, keineswegs ein einfaches Hervorwachsen einer paarigen Anlage, wie die Ontogenese beim Menschen lehrt. Wahrscheinlich leitet die Anlagerung der

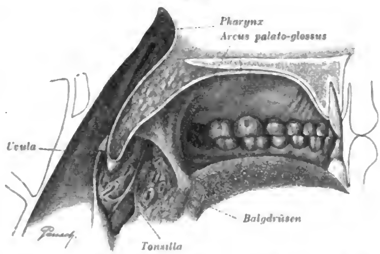
Fig. 52.



Vordere Ansicht des weichen Gaumens von Prosimiern. *A* von Stenops gracilis. *B* von Lemur varies. *C* von Otolicnus galago. *t* Tonsille, andererseits lateral zurückgelegt. *l* umgeschlagener freier Rand des Velums.

Mandeln ein laterales Dünnerwerden des Velums, genau an den Anfügestellen der Mandel, ein. Wir lassen dahingestellt, was diese Veränderung producirt, ob Druckwirkung beim Passiren des Bissens oder dergleichen. Dieser dünner werdenden Stelle, welche zum freien Rande verläuft, steht eine mediale Verdickung gegenüber, erst die Anlage der Uvula, dann diese selbst, nachdem die laterale Verdünnung in einen Ausschnitt übergegangen ist, dessen Rand nunmehr das durch ersteren beschränkte Velum abgrenzt, während die Uvula nicht einen ausgewachsenen Randtheil des Velums, sondern den persistirenden medianen, schon wulstartig angelegten Velumtheil repräsentirt. Mit diesem Factor ist der zweite verknüpft, der von der Muskulatur ausgeht und in dem schon erwähnten Verschwinden eines Theiles der lateralen Muskulatur, wie in der Ausbildung der medialen Uvulamuskulatur sich kund giebt. Wie so an einem bedeutenden Theile des Velums Veränderungen sich geltend machen, so gehen auch an seiner lateralen Verbindung Veränderungen vor sich in Gestalt eines Zuwachses, welcher von der Muskulatur der Zunge ausgeht und einen zum Velum strebenden Bogen erzeugt. Dieser ist der gleichfalls von Schleimhaut überkleidete Arcus palatoglossus, der in

Fig. 53.



Mediale Ansicht des gesammten Gaumens. Die Zunge ist dabei seitwärts gedrängt, zum Überblick des Arcus glosso-palatinus. Die Durchschnittsfläche der Zunge ist nicht mit dargestellt.

den höheren Abtheilungen dem gesammten weichen Gaumen die Gestalt eines *Kreuzgewölbes* verleiht. In den zwischen den beiden dann als vorderer und hinterer sich darstellenden Gaumenbogen nimmt die Mandel Platz, welche immer noch ihre primitiven Beziehungen bewahrt, indem sie vom Arcus palatopharyngeus ihre Blutgefäße empfängt und so auch in der Lage sich diesem angehörig erhält. Diese Zugehörigkeit zu dem primitiven hinteren Gaumenbogen ersehen wir noch sehr deutlich beim Menschen und können auch Balgdrüsen, welche, nicht in die Mandel übergegangen, dem Velum angehören, durch die scharfe Abgrenzung der Mandel selbst unterscheiden (vergl. Fig. 53). Die Mündungen der in den Tonsillen vereinigten Balgdrüsen verleihen der Oberfläche eine sehr mannigfaltige Beschaffenheit.

Solche finden sich auch, in Spaltform, außerordentlich zahlreich bei manchen Ungulaten. In Minderzahl bilden die Follikel, mehr zusammengedrängt, eine Vorragung, die von einer Schleimhautfalte bedeckt sein kann, bei Nagern, Insectivoren, Carnivoren, oder die Follikel umlagern die Wände einer meist nach hinten offenen Tasche (Felis, Lepus), so dass selbst innerhalb engerer Abtheilungen vielerlei Differenzen vorkommen. Sie sind alle ableitbar von dem primitiveren Befunde, wie er oben von Prosimiern dargestellt ward.

Außer den angeführten Umbildungen des Velum palatinum bestehen noch manche eigener Art, wie bei *Hydrochoerus*, dessen weicher Gaumen einen dem Pharynx zugekehrten muskulösen Trichter darstellt (MORGAN, Transact. Linnean Soc. Vol. XVI. S. 465). In einer anderen Art erscheint das Velum beim Dromedar, wo es im Affecte blasenförmig aus dem Munde vorgestülpt werden kann.

Über die Lagerung des Gaumensegels vor der Epiglottis und seine Ausdehnung bis zum Zungengrunde s. RÜCKERT, Der Pharynx als Sprach- und Schluckorgan. München 1882. WALDEYER, in Sitzungsb. der k. preuß. Acad. 1886. XII. G. B. HOWES im Journal of Anatomy and Phys. Vol. XXIII. S. 267 u. 587. Ebenda ist auch ein großer Theil der älteren Literatur verzeichnet.

Die Bifurcation des Speiseweges beim Durchgange unter dem Velum steht nicht nur mit dem Verhalten der Epiglottis in Zusammenhang, sondern auch mit dem Zustande der Nahrung. Die ausschließliche Benutzung dieses Weges ist nur bei sehr fein vertheilter oder klein geschroteter Nahrung möglich, wie wir sie bei manchen Beutlern, bei Insectivoren, Nagern und den meisten Ungulaten größtentheils durch das Molargebiss zubereitet finden. Auch bei den Monotremen kommt eine solche Zerkleinerung, wenn auch nicht durch wirkliche Zähne, zur Ausführung. Ich habe diese Nahrungsaufnahme als Poltophagie (πόλτος, Brei) von der anderen als Psomophagie (ψωμός, Bissen) unterschieden. Andererseits reicht das Velum bei Pinnipediern und Carnivoren minder weit vor die Epiglottis herab, so dass hier gemäß der Bewältigung größerer und compacterer Bissen der ganze Isthmus faucium unter Mitwirkung der Levatores in Anspruch genommen wird. Der Mechanismus der Deglutition ergiebt sich auch sonst ziemlich verschieden, und dieselbe scheint bei der Benutzung des Weges der Faucesrinne einen viel stetigeren Vorgang zu bilden als im anderen Falle, wie auch aus der Berücksichtigung der Weiteverhältnisse des Ösophagus jener Thiere erhellt.

Die Beweglichkeit des Gaumensegels lässt auch die Lage vor der Epiglottis keineswegs als eine constante erscheinen. Bei der Giraffe wird das Velum zwischen Epiglottis und Arytaenoidknorpeln eingesenkt angegeben (OWEN). Beim Schwein fand ich unter drei Fällen einmal den Arytaenoidknorpel in der Bursa pharyngea und bei Cervus capreolus allgemein die Epiglottis *vor* dem Velum gelagert, wie denn hier auch die am Rande umgerollte Epiglottis eher ein Gleiten des Velums auf ihr

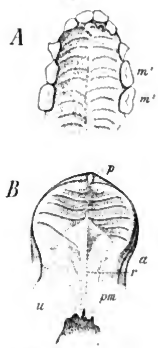
als vor ihr begünstigt. Die Bedeutung der Einrichtung zur Herstellung eines continuirlichen Luftweges ist jedoch durch jene Modification der Lage nicht als geändert anzusehen. Über all dieses befinden wir uns, wie auch sonst zumeist, in den Anfängen der Erkenntnis.

Über die *Tonsillen* s. RAPP, Archiv f. Anat. u. Phys. 1839. H. ASVERUS, Nova Acta Ac. L. C. 1861. Bezüglich des weichen Gaumens s. auch C. GEGENBAUR, Die Epiglottis. Leipzig 1892.

Auch in seiner vorderen Region zeigt sich der Gaumen der Säugethiere mit Einrichtungen, die zur Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen. Die Skeletunterlage des **harten Gaumens** gestattet der Schleimhautbekleidung bei Verdichtung ihres Epithels sogar verkleinernd auf die Nahrung zu wirken oder doch unter Mitwirkung der Zunge zum Festhalten zu dienen. Den *Monotremen* kommt bereits eine solche Einrichtung zu. Bei Ornithorhynchus findet sich der harte Gaumen mit einer Anzahl derber Querleisten bedeckt, an deren Stelle bei *Echidna* vorn weit von einander abstehende, hinten gedrängt geordnete mit scharfen Kanten nach hinten gerichtete Platten sich finden, welche im Zusammenwirken mit dem festen Plättchenbelage des Zungenrückens eine zermalmende Wirkung ausüben.

Starke, derbe Querleisten, die sogenannten Gaumenfalten, besser als *Gaumenleisten* bezeichnet, denn es sind keine bloßen Faltungen, trägt auch der harte Gaumen der übrigen Säugethiere, in Zahl und Ausbildung verschieden. Sehr bedentend sind sie bei Ungulaten entfaltet. Auch bei Quadrumanen bestehen sie noch, und beim Menschen sind sie bei der Geburt noch über dem harten Gaumen verbreitet, um später auf eine minder große Fläche sich nach vorn zurückzuziehen und im höheren Lebensalter in der Regel zu schwinden. Die bedeutende Ausbildung der Gaumenleisten und ihre für die Bewältigung der Nahrung in der Gegenwirkung mit der Zunge dienende Function verleiht der Entstehung des gesammten harten Gaumens eine Bedeutung, indem erst mit dem medianen Abschlusse des Gaumenskelets eine Wirksamkeit der Leisten hervortreten kann. Wir wollen damit keineswegs das Causalmoment der Gaumenbildung in den Leisten sehen, für welche bei Reptilien auch nichts Ähnliches existirt, sondern vielmehr im Gaumenabschlusse die *Bedingung der Leistenbildung* erkennen, während in der Trennung der beiden Hälften vielmehr die Beziehung zu den Luftwegen zum Ausdrucke kommt.

Fig. 54.



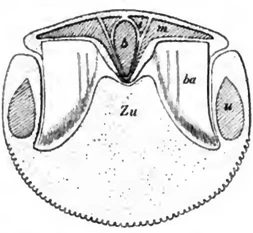
A harter Gaumen von Cercopithecus. m^1, m^2 Molares. *B* Gaumen eines menschlichen Embryo (5,5 cm Kopfsteißlänge). *p* Papilla incisiva. *a* Kieferwall. *r* Raphe. *pm* Palatum molle. *u* getheilte Anlage der Uvula.

Die allgemeine Verbreitung der Gaumenleisten lässt sie als gemeinsames Erbstück betrachten, dessen erste Anfänge, wie viele vom Säugethierorganismus, noch unbekannt sind. Eine bedeutende Entfaltung gewinnen diese Bildungen bei den *Sirenen*, wo sie mächtige einheitliche *Kauplatten* am Gaumen bilden. Die Leisten

(5 bei Rhytina) convergiren als bedeutende Vorsprünge nach hinten zu und zeigen unter einander eine mediane Verbindung. Es besteht in der Textur nicht eine einfache Schichtung des verhornten Epithels, vielmehr wird die gesammte Platte von cylindrischen Zügen durchsetzt, die eine andere Anordnung ihrer gleichfalls aus Epithelzellen bestehenden Formelemente darbieten. Auch einer von der Schleimhaut ausgehenden Papillenbildung kommt hier Bedeutung zu. Mit diesen Platten wirken ähnliche, den beiden Unterkiefern angefügte Platten zusammen, so dass hier ein functioneller Ersatz für die theilweise oder ganz verloren gegangenen Zähne zu Stande kommt. Ob die Gaumenplatte den primitiveren Bestandtheil des gesammten auf Pflanzenkost abzielenden Kauapparates der Sirenen vorstellt und die Mandibularplatten accessorische Bildungen seien, ist für jetzt nicht sicher entscheidbar. Jedenfalls stellt sich die Gaumenplatte als eine in der Reihe der Mammalia verbreitete und hier fast allgemein in Function stehende Einrichtung dar, welche bei den echten *Cetaceen* sogar noch viel mächtigere Gebilde entstehen lässt. Es sind dies dem Gaumen angeschlossene und damit in der Lage den Gaumenleisten entsprechende Organe, welche wir bei den *Walen* als »Barten« antreffen (Boas). Die Entfaltung *horniger*, aus dem Epithel der Gaumenschleimhaut entstandener Massen kommt hier zum großartigsten Ausdruck. Sie bilden breite, quergestellte Lamellen, an deren Basis ein Schleimhautfortsatz ins Innere dringt. Die Barte ist aus dem Epithel dieser Falte hervorgegangen. So folgen sie, nach hinten wie nach vorn an Umfang abnehmend, in dichter Reihe hinter einander.

Der nach innen sehende Rand jeder Barte ist in einzelne Bündel von Hornfasern aufgelöst, und dieser setzt sich bis zum freien Ende fort, gegen welches der compacte äußere Bartenrand meist ziemlich senkrecht ausläuft. Solcher Barten belaufen sich gegen 200 (bei *Balaena mysticetus*), wo sie ihre bedeutendste Größe erreichen (30 cm Dicke an der Basis. und 3—4 m an Länge, kleiner aber zahlreicher (bis 300) sind sie bei *Balaenoptera* (Furchenwale). Jede eine Querfalte der Schleimhaut an einer Hälfte des Gaumens einnehmende Barte ist wieder in einen breiten lateralen Abschnitt gesondert und mehrere schmälere, die den medialen Theil der Barte zusammensetzen und demgemäß auch kürzer sind. Der ganze Apparat senkt sich bei geschlossenen Kiefern zur Seite der Zunge zum Boden der Mundhöhle und bildet eine Vorrichtung, welche die im aufgenommenen Wasser befindliche Nahrung (kleinere Seethiere) im Munde zurückhält.

Fig. 55.



Querschnitt des vorderen Kopftheiles eines Furchenwals, schematisch. *b* Knorpel der Nasenscheidewand. *i* Zwischenkiefer. *m* Oberkiefer. *u* Unterkiefer. *Zu* Zunge. *ba* Barte. Hautfurchen, an der ventralen Oberfläche im Querschnitt dargestellt. (Aus Boas. Nach Yves Delage.)

In der Textur der Gaumenplatten der Sirenen liegt bereits manches an die Barten der Balänen Erinnernde vor und lässt die Verwandtschaft erkennen bei aller sonstiger Divergenz dieser Organisation.

Die gesammte in den Hartgebilden des Gaumens ausgesprochene und in den

Barten der Wale so großartig entfaltete Einrichtung zeigt ihre Träger in weiter Entfernung von einander und lässt im Zusammenhang mit dem Velum palatinum die zwischen Säugern und Sauropsiden bestehende Kluft als eine sehr weite erkennen, wobei alle Vermittelungen durch thatsächliche Befunde bis jetzt uns fehlen. Denn wenn auch schon bei manchen Reptilien der Weg erscheint, auf welchem Palatum durum und Palatum molle entstanden, so bleibt doch ein Fortgang auf jenem Wege der Erkenntnis verschlossen, und es tritt nur die Hypothese dafür ein.

Über die Gaumenfalten beim Menschen s. GEGENBAUR, Morph. Jahrb. Bd. IV. S. 573. J. F. BRANDT, Symbolae sirenologicae. Pars I. Acc. Tab. V. Mémoires sc. nat. T. V. Fasc. II et III. Acc. Tab. IX. Petropoli 1861—1868. T. TULLBERG, Bau und Entwicklung der Barten bei Balaenoptera Sieboldii. K. Gesellschaft der Wissenschaften zu Upsala. Ser. III. 1882.

Von der Zunge und dem Boden der Mundhöhle.

§ 287.

Ein besonderer in der Mundhöhle sich differenzirender Apparat wird durch die Zunge dargestellt. Die *Cyclostomen* besitzen in ihr ein höchst complicirtes Organ, welches sich bald unterhalb des ganzen, die kiementragenden Theile des Kopfdarmes erstreckt, bald vor diesem Abschnitte lagert, der durch jenes weiter nach hinten gedrängt ward (vergl. Seite 33). Es wird durch eigene Knorpeltheile und mit diesen verbundene Muskulatur zusammengesetzt, tritt mit seinem vordersten, zahnbesetzten Theile zur Mundöffnung, und scheint hier beim Ansaugen (Petromyzon), aber auch zum Bohren zu dienen (Myxine). Die ganze Einrichtung ist, wenigstens in ihrem ausgebildeten Zustande, weit von der Organbildung entfernt, welcher wir bei den *Gnathostomen* in der Zunge begegnen, wenn auch in oft sehr divergenter Richtung.

Bei den *Fischen* bildet die Zunge einen häufig nur durch den Schleimhautüberzug des Zungenbeinkörpers gebildeten flachen Wulst, der, wenn auch noch mit dem ihm folgenden Kiemenskelette zusammenhängend, doch nach vorn gegen den Unterkiefer hin einige Freiheit erlangt hat und darin den ersten Schritt zu selbständiger Entfaltung erkennen lässt. So treffen wir die Zunge schon bei den *Selachiern* als einen abgeplatteten, häufig auch verbreiterten Vorsprung, dem das entsprechend modificirte Copulare des Hyoidbogens (Basihyale) oder auch ein davon abgegliedertes Stück zu Grunde liegt. Unter den *Ganoiden* finden wir die Zunge bei Amia und Polypterus nicht sehr davon verschieden. Lepidosteus besitzt das Organ unter Ausbildung eines als Basihyale bezeichneten Knorpels (W. K. PARKER) in größerer Selbständigkeit, die durch die dem gesammten Kiefergaumenapparat angepasste bedeutendere Länge, sowie durch die laterale Abgrenzung des Organs von der Nachbarschaft des Mundhöhlenbodens sich ausspricht, wie sie auch am vordersten freien Theile besteht. Es ist aber auch hier in der Structur nichts Neues hinzugetreten, ebensowenig als bei den *Teleostei*.

Häufig ist die Zunge bald nur an ihrem vorderen Ende (z. B. Salmo), bald in ihrer ganzen Ausdehnung mit Zähnen oder mit Hartgebilden mannigfacher Art besetzt. Bei Osteoglossum sind es mehrere Platten, welche übrigens sich noch

weiter nach hinten erstrecken. *Sie entbehrt immer der selbständigen Beweglichkeit*, bildet auch bei den *Dipnoern* einen flachen, wenig vorragenden Schleimhautwulst.

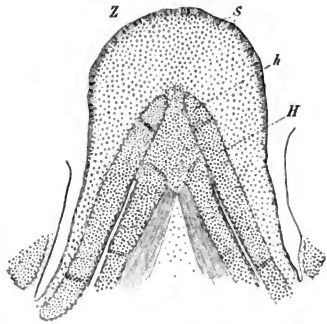
Die Minderung selbständiger Actionen ist durch den Zusammenhang ihres Skelets mit jenem des Kiemenapparates bedingt (s. darüber Bd. I, S. 419 und folgende). Es hat sich darin die ursprüngliche Continuität des gesammten Visceralskelets erhalten. Aber es besteht doch schon ein nicht unbeträchtlicher Fortschritt für den Beginn der größeren Selbständigkeit des Organs, indem der *Zusammenhang des Kiemenskelets mit dem Unterkiefer gelöst ist.* Dadurch hat sich ein wichtiger Schritt vollzogen, welcher zwar noch keine Selbständigkeit der Bewegung der Zunge hervorrief, allein in der Emancipation vom Kieferbogen doch *Bewegungen mit dem Kiemenapparat* ausführen lässt. Aus beiden ging die Sonderung der Zunge bei den Fischen hervor. Sie vermag *durch die Kiemenbogen* nicht bloß dem Munde sich zu nähern, sondern auch davon sich zu entfernen und daraus Beziehungen zu den Ingestis zu gewinnen, woraus wieder das mannigfaltige Verhalten ihres Schleimhautüberzuges entsprang. Auch die Ausbildung des Hyoidbogens steht damit im Zusammenhang, denn jene Actionen der Zunge werden durch diesen, d. h. durch dessen Muskulatur, vorwiegend geleitet, und der Muskulatur der Kiemenbogen selbst kommt dabei eine unterstützende Thätigkeit zu. Auch für die Mannigfaltigkeit des Verhaltens der in der Zunge der Fische befindlichen, verschiedenartig aufgebauten unpaaren Skelettheile hat wohl die Action des Organs hervorragende Bedeutung, auf welche hier nicht näher eingegangen werden soll.

Wie das bei Fischen sich noch nicht selbständig bewegende, weil noch der eigenen Muskulatur entbehrende Organ sich in den höheren Abtheilungen zu einem muskulösen gestaltete, ist nicht durch die Annahme eines Einwachsens von Muskulatur erklärbar; denn der erste Beginn eines solchen Processes, wie er doch mit kleinstem Anfange gedacht werden müsste, liefert noch keine muskulöse Zunge, kein dem Organismus durch seine Beweglichkeit bei der Nahrungsbewältigung nützliches Organ. Es fehlt also hier jedes Causalmoment zu einer Weiterbildung, wie auch keines für den ersten Anfang einer Muskularisirung vorhanden war.

Die Forschung nach der Muskularisirung der Zunge hat vor Allem die *Amphibien* ins Auge zu fassen, denn bei diesen erscheint die Zunge im Gegensatz zu den Fischen zuerst als muskulöses Organ. Die ersten genauen Angaben über die Anlage der Amphibienzunge beschränken sich auf Bombinator, wo sie einen »nach vorn gerichteten Auswuchs des Darmblattes« und des zwischen diesem und dem Zungenbein befindlichen Bildungsgewebes vorstellt (GOETTE). Bei anderen Amphibien (Salamandra, Triton) finde ich damit in Übereinstimmung die von mir ermittelten Thatsachen. Die Schleimhaut der Mundhöhle tritt von der Überkleidung des Skelets der Kiemen vorn über die vorderste Copula wie über den zu dieser gelangenden Hyoidbogen hinweg und senkt sich in eine diese Theile vom Unterkiefer trennende Einfaltung, gegen welche somit der Kiemenapparat — von einer Zunge kann noch keine Rede sein — einen Vorsprung bildet. Dieser Vorsprung erfährt wichtige Veränderungen. Bei älteren Larven zeigt die noch einfache, von bereits zweischichtigem Epithel überkleidete Schleimhaut eine

Verdickung der bindegewebigen Grundlage. Sie ist vom Epithel aus continuirlich bis zu den Knorpelstücken des Hyoid zu verfolgen, ohne eine Sonderung in Submucosa und Mucosa. Nur unmittelbar am Knorpel bezeichnet die Stellung der Zellen eine perichondrale Schicht, eine einfache Zelllage, welche gegen die übrige Gewebsmasse völlig zurücktritt. Es ist also hier ein vom Hyoid vorragender Wulst (Fig. 56 *Z*) entstanden, vom Epithel überkleidet. *Die Muskulatur des Kiemen- und Zungenbeinapparates ist an jener Bildung gänzlich unbetheiligt und bewahrt ihre frühere Anordnung.* Der Wulst hat zwar seine größte Ausdehnung nach vorn, dann auch etwas nach der oberen Fläche in Überlagerung des Copularknorpels, so dass ihm eine gewölbte Oberfläche zukommt.

Fig. 56.



Zungenanlage von Triton. (Horizontalschnitt.) *Z* Zunge. *S* Sinneszellen. *H* und *h* Hyoid.

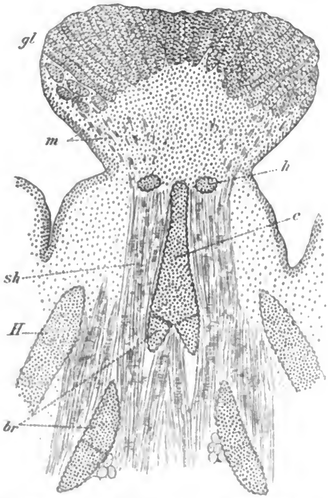
Die nächsten Veränderungen betreffen das Epithel, welches jetzt nicht mehr die regelmäßige Zweischichtigkeit darbietet. Am ganzen Vorderrande zeigen sich kleine Verdickungen, in ziemlich regelmäßigen Abständen vertheilt und etwas in die Schleimhaut vorspringend. Sie geben sich als *becherförmige Sinnesorgane* zu erkennen (*s*), wie sie auch noch später auf der Zunge vorkommen. Der Zungenwulst tritt damit zuerst aus seinem indifferenten Verhalten. Auch in dem Bindegewebe sind jetzt ramificirte, außer den Bindegewebszellen rundliche Elemente zahlreich vorhanden, vielleicht Leukocyten.

Im nächsten Stadium bietet der Epithelüberzug noch Einsenkungen in das Bindegewebe. An einigen Stellen erscheinen sie als Grübchen. Die ersten traf ich bei Larven von Triton, deren Metamorphose noch nicht begonnen hatte. Der Zungenwulst trug nur vier bis fünf solcher Grübchen, die nach vorn hin offen waren. Das ist der Anfang einer mächtigeren Bildung, welche bis in die Zeit der Metamorphose, wie es scheint, sehr rasch weiter schreitet. Während die zuerst entstandenen epithelialen Einsenkungen in längere Schläuche auswachsen, kommen in deren Umgebung neue hinzu, und so gestaltet sich der Zungenwulst zu einem von Schläuchen durchsetzten Gebilde. Die Grübchen sind die Anfänge von *Drüsenschläuchen*. Sie bieten in ihrer größeren Anzahl einen horizontalen Verlauf. Zuerst gerade gestreckt, bilden sie später leichte Schlängelungen und zeigen sich auch im Caliber nicht völlig gleichmäßig, indem besonders terminal leichte alveoläre Buchtungen wahrnehmbar sind. Die Mehrzahl dieser Drüsen ist in dieser selben

Ebene befindlich, aber auch von der oberen Fläche her ist die gleiche Bildung erfolgt, und die von da aus entstandenen untermischen sich mit den anderen. Mit diesem Vorgange ist das hyaline Bindegewebe als compacte Masse verschwunden, indem es sich zwischen den neu eingewucherten Drüsenschläuchen vertheilt. So erscheint das ganze Gebilde als ein drüsiges Organ.

Das auf diese Weise entstandene Drüsenorgan springt in zwei lateralen Abschnitten vor (Fig. 57) und ist vom Zungenbein-Kiemenapparate durch eine Furche abgesetzt (vgl. Fig. 57). Bis in die Metamorphose hinein besteht der die Zunge darstellende Vorsprung nur aus den Drüsen mit spärlichem interstitiellen Gewebe und entbehrt muskulöser Elemente. Noch während der Metamorphose, gegen das Ende derselben, trifft man Muskelfasern an, zwischen die Enden der Drüsenschläuche fortgesetzt, in verschiedenen Verlaufsrichtungen. *Die Zunge wird muskularisirt* (Salamandrinen). Die Auflösung der ventralen Continuität des Hyoidbogens entzieht einem Theile der bezüglichen Muskulatur den Zusammenhang mit dem Skelet. Die Muskelfasern erhalten freie Enden. Zum Theil lässt sich das auch nachweisen. Ich verweise dabei auf Fig. 57, in welcher die Muskularisirung schon sehr deutlich erkennbar, wenn auch vom völlig ausgebildeten Zustande noch fern ist, obwohl die Metamorphose bereits ganz zu Ende gelangte. Von den Zügen des M. sterno-hyoideus (*sh*) zweigen sich einige Fasern lateral vom Endgliede (*h*) des Hyoid (*H*) ab und sind zur Zunge gerichtet. In der Fortsetzung dieser Fasern sind andere bemerkbar, und solche lassen sich noch in größerer Anzahl zwischen den Zellen des Bindegewebes und indifferenten Zellkernen wahrnehmen (*m*). Diese Muskelfasern sind von tieferen Lagen des Sternohyoideus abgezweigt. Somit ist die Sonderung des Organs vorbereitet durch eine Bindegewebswucherung vor und auf dem Hyoidbogen,

Fig. 57.



Zungenanlage von Triton alpestris. (Horizontalschnitt.) *gl* Drüsen. *H*, *h* Hyoid. *c* Copula der Kiemenbogen. *br* Kiemenbogen. *sh* M. sterno-hyoideus. *m* Muskelbündelchen in der Zunge.

und fernerhin eine in mächtiger Weise stattfindende Drüsenentfaltung, während relativ erst spät die Muskularisirung Platz greift.

Wir treffen also den bei den Amphibien transitorischen bindegewebigen Wulst als Erbstück des Verhaltens der Fische; er besteht bei diesen an der gleichen Stätte als bindegewebige Verdickung der Schleimhaut. Während diese aber hier außerordentlich mannigfaltige, oben angedeutete, von Hartgebilden ausgehende, durch Zahnentfaltung beherrschte Differenzirungen darbietet, mangeln Drüsen dem Zungenwulste der Fische, selbst bei den Dipnoern.

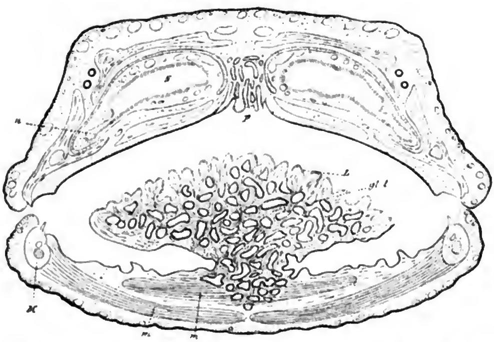
Dagegen kommt bei den Amphibien dem Epithel eine neue Rolle zu, wenn aus ihm ein *mächtiger Drüsenapparat* sich sondert. Daraus entsteht für das Organ eine neue Bedeutung, und wir werden es nunmehr nicht in gleicher Art, wie den Zungenwulst der Fische, beurtheilen dürfen. Die Function wird im Secrete der Drüsen zu suchen sein, deren Menge auf ein nicht geringes Maß der Leistung schließen lässt.

Die Örtlichkeit der Drüsen giebt einen Fingerzeig für die Art der Verwendung des Secretes. Es wird beim Ergreifen der Nahrung dienen, welche, vom geöffneten Munde erfasst, zuerst mit jenem Drüsencomplexe in Contact gelangt. Mag die Wirkung des Secretes nur eine klebende sein, wie es wahrscheinlich ist, oder eine andere, die wir nicht kennen, so bildet immerhin das Secret die einzige Bedeutung des Organs, so lange dasselbe noch der Muskulatur entbehrt. Seine Bewegungen sind dann an jene der Kiemenbogen geknüpft, und wenn durch dessen Actionen die Zunge eben so wenig wie bei den Fischen aus dem Munde vorgestreckt werden kann, so kommen doch mit der Rückbildung der Kiemenbogen am Ende der Metamorphose in jener Richtung günstigere Verhältnisse zum Vorschein. Wie das Organ selbst schon während der Metamorphose durch die Ausbildung der Drüsen voluminöser ward, so wird es, dem Mundrande näher gebracht, beim Ergreifen der Nahrung sich mit bethätigen. Darin sehe ich die *erste Function* des Organs, welche, wenn auch schon während des Larvenlebens vorbereitet, erst mit der terrestren Lebensweise zur Geltung kommen kann.

Auch die Erwerbung dieser Einrichtung wird an jene Änderung der Lebensweise geknüpft betrachtet werden müssen und hat für den Aufenthalt im Wasser kaum eine Bedeutung. Man kann sich vorstellen, dass den ersten Amphibienformen aus einem vom Schleimhautüberzuge des Zungenwulstes gelieferten Secrete ein Vortheil beim Erhaschen der Nahrung erwuchs. Reicheres Secret, wie die Vergrößerung der Schleimhautoberfläche es lieferte, steigerte den Vortheil. Die erste Vergrößerung der Oberfläche führte durch die Grübchenbildung successive zur Entstehung jener mächtigen Drüsenschläuche, wie sie uns entgegentraten. Die Ontogenese der letzteren zeigt uns die Recapitulation des phylogenetischen Ganges, welcher mit kleinen Grübchen begonnen hat, wie sie auch als »Anlagen«, als erster Zustand der Schläuche erscheinen. Ob für die Function dieses Drüsenorgans auch sensible Apparate schon eine Rolle spielen, lassen wir dahingestellt.

Die Zunge der *Amphibien* ist also auf ihrer zweiten Stufe vorwiegend ein drüsiges Organ. An ihr tritt vor Allem der beträchtliche Umfang aus der Vergleichung mit dem gesammten Kopfquerschnitte hervor, wie wir bei Triton sehen (Fig. 58). Das ganze Organ ist so von Drüsenschläuchen (*gl.l*) durchsetzt, dass es einen einheitlichen Drüsencomplex darstellt. Die Drüsenschläuche besitzen relativ weite Lumina und winden sich so, dass der Durchschnitt nur kurze Strecken der Schlauchlänge trifft und überall Querschnitte von Schläuchen sich finden. Diese dringen sogar in den Boden der Mundhöhle ein, und bei oberflächlicher Betrachtung bemerkt man keine Muskulatur. Jedenfalls fehlt diese als compacte Masse vollständig. Dagegen treten einzelne Züge von Muskelfasern vom Boden her ein und vertheilen sich in der Zunge zwischen den Schläuchen. Ob sie, wie beim Frosche, die Schleimhaut erreichen, lasse ich dahingestellt. In der Figur sind sie nicht unterscheidbar, wie denn das Gesammtvolum dieser interglandulären Muskulatur gegen den Drüsenantheil an der Zunge völlig zurücktritt.

Fig. 58.



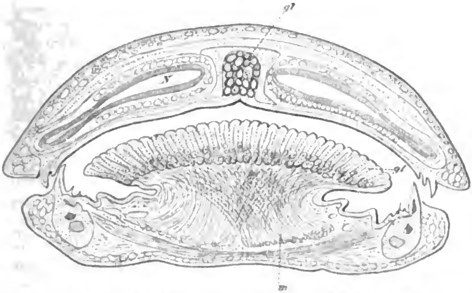
Querschnitt durch den Kopf von Triton alpestris. (8/1.) *N* Nasenhöhle. *n* lateraler Nebenraum derselben. *M* Unterkiefer. *L* Zungenoberfläche mit den Mündungen der Drüsen. *gl.l* in verschiedener Richtung durchschnittene Drüsenschläuche. *p* Gaumendrüsen. *m*, *m* Muskulatur des Bodens der Mundhöhle.

Die Zunge ist hier noch ein Drüsenorgan, und die Muskulatur scheint vorwiegend im Dienste der Drüsen zu stehen, indem die Wirkung der überall zwischen den Schläuchen vertheilten contractilen Elemente an diesen sich äußern muss und damit auch an der Gestaltung der ganzen Zunge. Vielleicht kommt dabei eine Schlingbewegung zum Ausdruck.

Ein bedeutender Fortschritt zeigt sich bei *Salamandra*. Wie sich hier die Zunge zum Raume der Mundhöhle verhält, zeigt die nachstehende Figur.

Die Zunge ist von einer ansehnlichen Drüsenschicht bedeckt, aus parallelen Schläuchen, in dichtester Anordnung und den größten Theil der seitlichen Zungen-

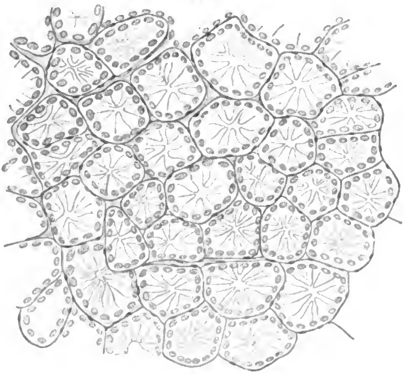
Fig. 59.



Querschnitt durch den Kopf von Salamandra maculosa. (6/1.) *N* Nasenhöhle. *gl* Drüsen, deren eine Schicht die Zungenoberfläche bedeckt. Andere stellen die Gaumendrüsen vor. *m* Muskeln der Zunge.

ränder bildend. Die Schläuche münden zwischen feinen Leistchen der Oberfläche. Ihre Anordnung ist aus nebenstehender Figur zu ersehen. Dazu tritt die gekreuzt emporsteigende Muskulatur (*m*), welche hier zum ersten Male einen selbständigen, den basalen Abschnitt der Zunge bildet, aus welchem auch eine Fortsetzung in die Drüsenschicht noch besteht. Nicht so weit kommen andere Amphibien (Derotremen und Perennibranchiaten), bei denen die Muskulatur noch vollständiger jener des Bodens der Mundhöhle entspricht. Auch die Drüsen sind nicht allgemein, sie wurden bei Proteus vermisst. Die *Rückbildung*

Fig. 60.



Horizontalschnitt durch den Drüsentheil der Zunge.

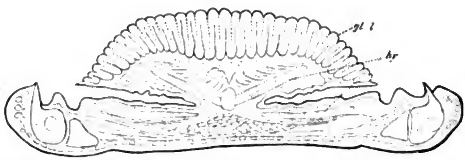
des Kiemenapparates erscheint als ein auch für die Ausbildung der Zunge wichtiger Vorgang, *indem damit ein Theil jenes Skelets in den Dienst der Zunge gelangt, vorzüglich durch die bezügliche Muskulatur.*

Sehr mannigfaltig sind auch bei den Amphibien die Verhältnisse der Zunge. Ziemlich allgemein erhebt sie sich manchmal freilich nur wenig vom Boden der Mundhöhle, mit welchem sie bald vorn, bald weiter hinten verbunden ist, indem von da aus Muskulatur in sie eintritt. Aus verschiedener Anordnung der Muskulatur entsteht bei einzelnen eine verschiedene Beweglichkeit, z. B. bei Fröschen, wo sie nach hinten zu frei, vorn dicht hinter dem Unterkiefer beseitigt ist und zum Erhaschen der Nahrung hervorgeschleudert wird. Auch die Zungenschleimhaut erlangt eine Sonderung in Papillen, welche selbst bei den einfacheren Zuständen ausgebildet sind und bei manchen zu complicirteren Bildungen sich gestalten (Papillae fungiformes).

C. Gegenbaur, Zur Phylogenese der Zunge. Morph. Jahrb. Bd. XXI.

Von großer Bedeutung ist die Beziehung zur Muskulatur, durch welche das Organ sich zu einem *für sich selbst beweglichen* gestaltet. Wir haben für Urodelen den ontogenetischen Vorgang oben dargestellt. Den Beginn des Muskulärwerdens zeigen die Perennibranchiaten, wo die Muskeln des Bodens der Mundhöhle zugleich jene der Zunge sind, insofern das mehr durch eine Schleimhautfalte gebildete Zungenrudiment durch sie bewegt wird, und auch einzelne Bündel an die Schleimhaut selbst sich inseriren. Vom M. geniohyoideus löst sich aus dessen oberflächlichen Schichtungen ein schwaches Bündel ab und befestigt sich als *M. genioglossus* an jene Schleimhautstrecke (Siredon, Menobranchus), bedeutender bei Amphiuma (J. G. Fischer). Zu diesen Anfängen kommt bei weiterer Ausbildung als zweiter Muskel der *M. hyoglossus* hinzu,

Fig. 61.



Querschnitt durch Unterkiefer und Zunge von Salamandra maculosa. *gl.l* Drüsenschicht der Zunge. *hy* Hyoid. Etwas hinter dem in Fig. 59 dargestellten Querdurchschnitt.

welcher vielleicht gleichfalls vom Geniohyoideus seinen Ausgang nimmt, jedenfalls meist bei den Caducibranchiaten sich entfaltet. Er geht vom Körper des Zungenbeins (Basihyale) oder von dessem hinteren Horn, dem anderseitigen angeschlossen, nach vorn zur Zunge. Damit gelangt zugleich das Zungenbein ins Innere der Zunge und bildet deren Skelet (Fig. 61), welches den muskulösen Abschnitt durchsetzt, während der dem Hyoid angeschlossene zweite Bogen des Kiemenskelets noch in sublingualer Lage beharrt (vergl. die Fig. 61). Mit dem Gewinne des eigenen Skelets hat die Zunge ihre Selbständigkeit erreicht,

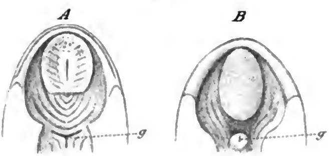
auf einem langen Wege, für welchen in der Drüsenentfaltung des Schleimhautüberzugs der Anfang lag. Das bei den Amphibien Errungene bleibt, zwar nicht unwandelbar, aber doch in den Hauptsachen, auch in den höheren Abtheilungen selbst unter mannigfachen Umgestaltungen des ganzen Organs.

Über den feineren Bau der Zungenschleimhaut des Frosches, s. A. WALLER, Philos. Transactions 1849. HOLL, Das Epithel der Mundhöhle von Salamandra. Wiener Sitzungsber. Bd. XCII. Abth. III. 1885. LEYDIG, Anat.-hist. Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin 1850.

Die Mannigfaltigkeit der Gestaltung der Amphibienzunge lässt das Organ in divergenten Ausbildungszuständen erkennen. Während bei einem Theile der Salamandrinen die Zunge nicht protractil ist (bei Salamandra und Triton ist sie nur am Hinterende frei und mit einem Ausschnitte versehen), wird sie in einer anderen Abtheilung freier (Spelerpes) und erscheint hutpilzähnlich geformt. Sie ist dabei weit vorstreckbar (WIEDERSHEIM). Im Ganzen genommen ist ein hinterer freier Rand der Zunge das verbreitetere Vorkommen (Salamandra). Abgerundet bleibt dieser Rand bei Bufo, auch bei Alytes, Pelobates und manchen Hylaeformen, indess er bei anderen in zwei seitliche Lappen sich auszieht, die bei Rana u. A. sich bedeutender darstellen. Ganz rückgebildet ist die Zunge bei Dactylethra und Pipa.

Dem *Boden der Mundhöhle* kommt außer der Beziehung zur Zunge keine besondere Organbildung zu, und namentlich fehlen Drüsen wenigstens in ausgebildeter Form. Die Schleimhaut bildet von der Seite der Zunge aus Falten, welche gegen den Eingang zum Kehlkopf ziehen. Sie nähern sich vor diesem Eingange einander so, dass der letztere wie eine Spalte zwischen Falten liegt (Fig. 62 *A*, *g*), oder er tritt selbständig hervor (*B*, *g*) und die Falten nehmen seitlich ihren rückwärtigen Weg. Damit drückt sich zwischen Urodelen und Anuren ein verschiedener Zustand aus, welcher bei den letzteren eine Weiterbildung erkennen lässt. Hierdurch kommt es zu einer schärferen Grenze zwischen dem als Mundhöhle bezeichneten Raume und dem Pharynx, wobei noch die Communication mit der Paukenhöhle, wo solche sich erhalten hat, der Mundhöhle zufällt und damit begründet, dass die letztere einen Abschnitt der Kiemenhöhle mit umfasst.

Fig. 62.



Boden der Mundhöhle mit dem Rücken der Zunge von *A* Salamandra, *B* Bufo. *g* (Glottis) Mündung des Luftweges.

Aus der Schleimhautauskleidung der Mundhöhle entstehen auch besondere Bildungen als Ausstülpungen (*Kehlsäcke*) bei den *männlichen Anuren*, denen sie als Resonanzapparate dienen. Am hinteren Abschnitte jenes Bodens ist jederseits die Schleimhaut ausgestülpt und bildet einen Sack von verschiedener Weite. Der M. transversus mandibulae ist diesem Sacke angepasst, indem er an dem durch Füllung mit Luft sich ausdehnenden und dann äußerlich vortretenden Sacke einen Überzug

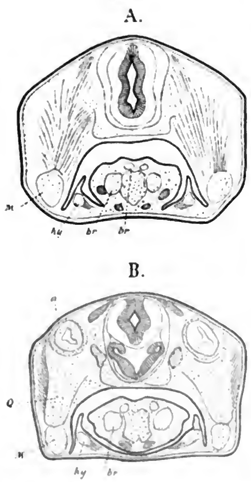
bildet. Eine schlitzförmige Öffnung ist seitlich von der Zunge der Zugang zur Mundhöhle.

Die beiderseitigen Blasen können auch median mit einander zu einem unpaaren Sacke sich verbinden.

Nicht allen männlichen Anuren kommen diese Kehlsäcke zu, sie fehlen auch einzelnen Arten derselben Gattung, die sie sonst besitzt. Zu einem unpaaren Sacke verschmolzen sind die Kehlsäcke von Bufo agua (STANNIUS). Bei Hyla adelaidensis finde ich die Taschen durch ein dünnes Septum von einander geschieden, aber nach hinten bis zum Schultergürtel ausgedehnt. Vollständig ist die Communication bei Phyllomedusa bicolor.

Eine genauere Prüfung bedarf die an der Zunge sich betheiligende Muskulatur. So viel ich übersehen kann, bestehen hier mancherlei divergente Verhältnisse.

Fig. 63.



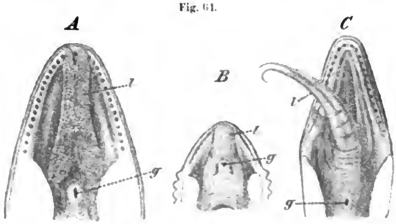
Senkrechte Querdurchschnitte durch den Kopf mit der Zunge von Triton taeniatus. A hinten, B weiter vorn. Q Quadratum. M Unterkiefer. hy Hyoid. br Kiemenbogen.

Ihre Bedeutung hat die Reptilienzunge vor Allem als *Abschluss des Luftweges* aus der Nasenhöhle, wobei sie dem *Gaumen* und den davon ausgehenden Verlängerungen der Choanen sich anlagert, so dass die Communication der Nasenhöhle dadurch für den Luftweg weiter nach hinten, dem *Eingang zum Kehlkopf entsprechend*, verlegt wird. Man stelle sich in Figur 67 die Zunge (z) dem Cranium dicht angeschlossen vor, so wird durch sie die Communication (N^1) der Mundhöhle mit der Nasenhöhle geschlossen, und die Luft gelangt ohne Zwischentreten der Mundhöhle zu den Organen der Athmung. Damit wird durch die Zunge auch eine den letzteren sehr wichtige Function geleistet, und es wird in der Anpassung an den Gaumen auch Manches in der Gestaltung der Zunge verständlich.

Für die Reptilien findet sich die größere Selbständigkeit des Organs auch hinsichtlich der Bewegung als Ausdruck einer Weiterentwickelung, welche in divergenten Richtungen vor sich ging. Bei den Schildkröten ist sie in der Regel kurz, aber breit und nicht vorstreckbar. Verschieden hiervon ist das Verhalten bei den Lacertiliern, wo es sogar zu einer Eintheilung gedient hat. Am wenigsten Freiheit bietet die Zunge der Ascalaboten, wo sie manchmal von besonderer Kürze erscheint. Zwei vordere Spitzen sind aber schon bei diesen angedeutet, weiter entfaltet bei anderen, wie auch am hinteren Rande die Seitenränder als Vorsprünge sich abgrenzen, so dass die gesammte Zunge damit

freier erscheint. Die allgemeine Form, obwohl schlanker, nähert sich demnach jener bei Amphibien, und so wird dieser Befund als der primitivste anzusehen sein. Die vorderen mit größerer Beweglichkeit ausgestatteten Spitzen fungiren beim Hervorstrecken als Tastorgane. Die hintere Abgrenzung verliert ihre Bedeutung mit der Entwicklung einer *Zungenscheide*, die in faltenartigen Erhebungen an der Wurzel vor dem Eingang in den Kehlkopf bei den Ameiven (Podinema) ihre Anfänge hat. Wir sehen sie bei anderen Lacertiliern weiter gestaltet, völlig ausgebildet bei den *Varanen* (vergl. Fig. 284 Bd. I), ebenso wie bei den *Schlangen*, wo die vorn in zwei feine Spitzen auslaufende Zunge gleichfalls weit vorstreckbar ist.

Fig. 61.



Zunge und Boden der Mundhöhle von *A* Lacerta, *B* Phyllodactylus, *C* Hydrosaurus. *l* Zunge. *g* Mündung des Kehlkopfes.

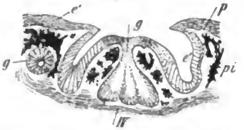
Die Bildung der Zungenscheide vollzieht sich noch ontogenetisch, indem die erste Anlage der Zunge etwa der Zunge der Lacerten ähnlich geformt ist und erst allmählich von einer Scheide umschlossen wird (Rathke). So wird mit dem Gewinne einer bedeutenden Protractilität eine Umgestaltung des ganzen Organs vollzogen, wobei auch die innere Structur noch unter Betheiligung des Hyoid entsprechende Veränderungen erfährt. Eine bedeutende Ausbildung hat die Zunge der Chamaeleonten gewonnen, die, in einer röhrenförmigen, verschiebbaren Scheide eingeschlossen, unter Ausstülpung der letzteren weit vorstreckbar ist, bei welchem Vorgang auch die Ringmuskelwand der Scheide in Thätigkeit tritt.

Für die Muskulatur kommen die bei den Amphibien sich sondernden Muskeln in Betracht, die sehr mannigfaltige Befunde darbieten. Wo eine Zungenscheide besteht, erhält diese aus beiden Portionen, welche dann besondere Muskeln vorstellen. Am bedeutendsten sind die Complicationen bei Chamaeleo. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten des Hyoglossus der Crocodile. Jeder löst sich beim Eintritt in den Zungenkörper in eine Anzahl von Bündeln auf, welche nach schräger Durchkreuzung mit den anderseitigen nach dem Zungenrande verlaufen (Duvernoy). Die Zunge erreicht hier unter den Reptilien das höchste Maß von Muskulatur und erinnert an die Zunge der Säugethiere, wenn auch die Structur eine andere und das Organ nicht vorstreckbar ist.

Die gleichartige Vertheilung der Drüsen der Zungenoberfläche, wie sie bei Amphibien bestand, ist bei den meisten Reptilien einer mannigfaltigeren Anordnung gewichen. Auch Gruppirungen einzelner Drüsenschläuche (Lacerta) (Fig. 65 *g*) und mannigfache andere auf Anpassung an die Papillenbildung der Oberfläche sich knüpfende Befunde kommen vor.

Auch die Bedeutung der Zunge bietet vielerlei Besonderheiten. Sie zeigt zahlreiche lange weiche Papillen bei den Landschildkröten, oder faltenartige Erhebungen bei den Seeschildkröten. Papilläre abgeplattete Erhebungen sind bei Lacertiliern ziemlich verbreitet, ebenso Querfaltungen. Bei manchen gehen die Papillen in schuppenartige Bildungen über, wie bei den Chalcididen, deren Zunge, wie jene mancher Scincoiden, vorn Schuppen trägt. Verhorntes Epithel ist auch an den Spitzen der Zunge von Lacertiden vorhanden (LEYDIG), wie bei Varanus und den Schlangen.

Fig. 65.

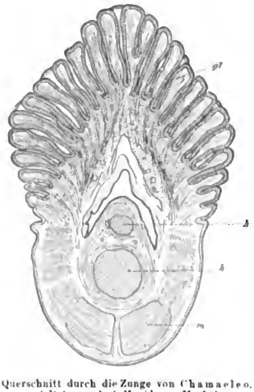


Frontalschnitt durch Zungenpapillen (p) einer Eidechse (vergr.). e' Plattenepithel der Oberfläche. e'' Cylinderepithel der Zungendrüsen. g (links ist ein Drüsenzweig quer durchschnitten). pi Pigment. m Muskel. (Nach F. BAYER.)

Als besondere, vielleicht noch von den Amphibien sich herleitende Eigenthümlichkeit ist der *Drüsenbesatz* der Zunge von Chamaeleo anzusehen, welchen Fig. 66 im Querdurchschnitt darbietet. Man sieht die Muskelzüge zwischen die Drüsen ausstrahlen. Er correspondirt den vielen anderen Besonderheiten dieser Lacertilier, die auch in einzelnen anderen Punkten an niedere Formen erinnern, jedenfalls aus sehr einseitigen Differenzirungen hervorgingen.

Über den Bau der Zunge der Reptilien: DUVERNOY, Mém. de la soc. d'hist. nat. Sc. Straßburg. T. II. 1835. Bezüglich der Chamaeleo: BRÜCKE, Sitzungsber. der math.-naturw. Cl. d. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. VIII. 1852. ZAGLAS in GOODSIR's Annals of Anat. and Physiol. Edinburgh 1852.

Fig. 66.



Querschnitt durch die Zunge von Chamaeleo. gl Drüsen. h, h Hyoid. m Muskel.

Der *Boden der Mundhöhle* zeigt mehr am hinteren Abschnitt die Verbindung mit der Zunge, und es besteht für den freien Theil desselben eine größere Strecke als bei Amphibien, zugleich mit Umgestaltungen des Kopfes, bei welchen auch die Verlängerung des Raumes der Nasenhöhle mit der Ausdehnung der Mundhöhle nach vorn hin in Connex steht. Dadurch kommt es auch an der Schleimhaut zu Veränderungen. Eine mediane Erhebung (Fig. 67) derselben scheidet mehr oder minder den entsprechenden Mundhöhlenraum, in welchen der vordere Theil der Zunge sich bettet, und zu beiden Seiten bildet sich eine bedeutende Drüsenmasse aus. Diese als *Sublingualdrüsen* zu bezeichnenden Gebilde sind längere, verästelte Schläuche, welche *in Anpassung an die mit der Verlängerung der Mundhöhle successive entstandene Räumlichkeit*, somit auch in Anpassung an die Zunge, aus der Schleimhaut hervorgingen. Dieser klarliegenden Beziehung wegen finden die Drüsen schon hier Erwähnung.

Wir fügen den Sublingualdrüsen hier noch die Erwähnung der *Labialdrüsen* bei, welche in Fig. 67 dargestellt sind und hier am inneren Unterlippenrande mit Richtung der Ausführgänge gegen das Gebiss ihre Anordnung haben. Verästelung von Schläuchen findet auch hier statt. Für die Drüsen der Oberlippe s. Bd. I. S. 601, 602.

Fig. 67.



Senkrechter Querschnitt durch den Kopf von Lacerta agilis. *N* Nasenhöhle. *N'* Communication mit der Mundhöhle. *n* Nebenraum. *Lo* Lobus olfactorius. *Co* Concha olfactoria. Daran bemerkt man, wie nur die obere Fläche höheres Epithel (Riechepithel) trägt, während die untere der Regio respiratoria zugekehrt ist. *S* Septum nasi. *Z* Zunge. *h* Hyoid. *d* Zähne. *gl* Lippendrüsen. *gl'* Unterzungendrüse. *m* Muskeln.

Von bedeutend größerer Mannigfaltigkeit in der äußeren Gestaltung ist die Zunge der *Vögel*, welche nur in manchen Abtheilungen der Aufnahme der Nahrung, zumeist als Organ beim Verschlucken derselben dient. Sehr rudimentär ist sie bei den Ratiten, auch in manchen anderen Abtheilungen (z. B. beim Pelikan), während sie wieder bei anderen zu einem bedeutenden Umfang gelangt (z. B. Phoenicopterus). Im Allgemeinen ist ihre Gestalt dem Schnabelraume angepasst, verjüngt sich nach vorn zu

Fig. 68.

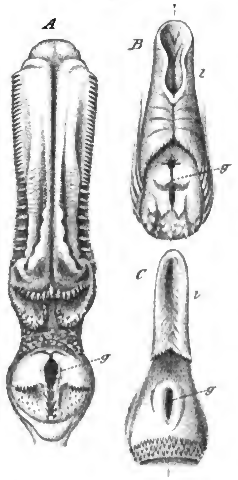


Senkrechter Querschnitt durch den Kopf von Anguis fragilis. *Pk* Knorpelcranium. Übrige Bezeichnung wie in voriger Figur.

und ist hinten scharf abgesetzt, hier zuweilen in einem besonderen Abschnitte geschildert.

Diese *Abgrenzung des hinteren Theiles der Vogelzunge* ist bei allen sonstigen Verschiedenheiten ein *gemeinsamer Charakter*. Wir können ihn an den sehr mannigfachen Zungen, welche, sehr verschiedenen Abtheilungen angehörend, in nebenstehender Figur wiedergegeben sind, deutlich wahrnehmen und sehen die Abgrenzung durch Hornpapillen ausgedrückt, welche bald eine einfache (Fig. 69 *C*), bald eine mehrfache Grenzlinie (*A*) darstellen. In dieser Abgrenzung hat sich die Selbständigkeit des hinteren Zungenrandes erhalten, wie sie schon einem Theile der Amphibien und auch manchen Lacertiliern zukommt, indem dieser Theil eine freiere Entwicklung einschlug. Damit schließen sich für die Vergleichung mit den Vögeln alle jene Zungenformen der Reptilien aus, denen jene hintere Entfaltung nicht zukommt, indem sie entweder verloren ging oder gar nicht zur Ausbildung gelangte, und wir erhalten dadurch positiveren Anschluss.

Fig. 69.

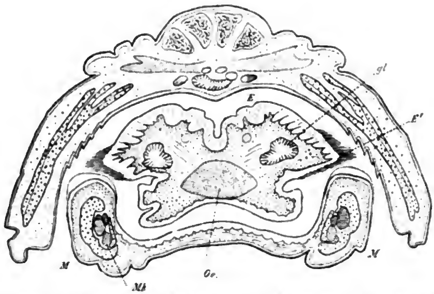


Zungen (*l*) von **Vögeln** von der oberen Fläche dargestellt, dahinter (*g*) der Eingang in den Kehlkopf. *A* Von **Anas**, *B* eines **Kakadu** (**Plictolophus galeritus**), *C* **Milvus regalis**.

Mit Ausnahme der Papageien, deren breite Zunge zugleich sehr muskulös ist, besitzen die Vögel eine in ihren Theilen nur wenig bewegliche Zunge, und es ist mehr das ganze Organ, welches durch die theils dem Zungenbein angehörige, theils von anderwärts kommende Muskulatur bewegt wird. Damit steht die Fortsetzung von Knorpeltheilen in den Zungenkörper im Zusammenhang. Nur bei den Papageien ist sie von weicher, papillentragender Schleimhaut bekleidet. Sonst trägt ziemlich allgemein die Oberfläche eine dicke Epithelschicht, welche die bereits bei Reptilien beginnende Verhornung ausgeprägt hat und mancherlei Fortsätze, Stachelbildungen nun als Anpassungen an die Verrichtung hervorgehen lässt. Verhorntes Epithel findet sich bedeutender an der Spitze entfaltet, wo auch mannigfaltige kleinere Fortsätze von ihnen überkleidet sein können. Ein Beispiel von dieser Mannigfaltigkeit epidermoidaler Gebilde treffen wir an den Querschnitten der Zunge von Anas dargestellt, wie sie in Fig. 70 und 71 bestehen. Die in bestimmte Faltungen gelegte Schleimhautbekleidung trägt dorsal eine mächtige verhornte Epithelschicht, welche lateral am Zungenrande in eine

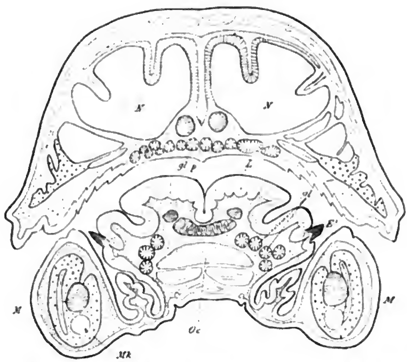
Reihe starker Stacheln übergeht (Fig. 70 E^1), von oben in Fig. 69 *A* sichtbar. Nach vorn zu sind diese Stacheln durch Büschel von Borsten vertreten (Fig. 70 E^1), welche gegen den Oberschnabel gerichtet sind. In der Gesammtform zeigt der Durchschnitt wieder die Anpassung an den Raum der Mundhöhle, womit

Fig. 70.



Senkrechter Querschnitt durch Schnabel und Zunge von **A n a s**. *Oe* Zungenbein. *E* Verhornte Epithelschicht des Zungenüberzuges. E^1 Epithelborsten. *gl* Drüse. *M* Unterkiefer. *Mk* Meckel'scher Knorpel.

Fig. 71.



Senkrechter Querschnitt durch Schnabel und Zunge von **A n a s**, weiter nach hinten. *N* Nasenhöhle. *glp* Gaumendrüsen. E^1 Epithelstacheln. Andere Bezeichnungen wie in voriger Figur.

auch die am hinteren Querschnitte (Fig. 71) dargestellten Falten des Bodens der Mundhöhle im Einklang stehen, an deren Stelle wir bei Reptilien nur weiter nach vorn die Glandulae sublinguales trafen.

Die mannigfachen Verhornungen an der Zunge der Vögel haben wohl ihre Bedeutung für die Nahrungsaufnahme und bestimmen bei derselben den Weg. Außer den Muskeln ist auch das Hyoid mit einem als Os entoglossum bezeichneten unpaaren Abschnitt am Aufbau der Zunge betheiligt (*Oe*), und dazu kommen noch *Drüsen*, die beiderseits im Innern der Zunge vertheilt sind, in verschiedener Art in die Länge verbreitet.

Diese Einrichtungen der Zunge fehlen im rudimentären Zustande des Organs. Das Zungenrudiment der *Strauße* ist so durch unmittelbaren Anschluss an die vordere Begrenzung des Kehlkopfeinganges auch in functionelle Verbindung zu letzterem getreten, indem es jenen Eingang zum allseitig innigen Anschluss an den Gaumen resp. die Umgebung der Choanen befähigt und damit einer Ergänzung des Luftweges dient. In der Anpassung an die Nahrungsaufnahme ist die Spitze der Zunge bei den Trochiliden pinselförmig (Trichoglossi!), bei den Spechten ist sie mit Widerhaken besetzt, seitliche Fortsätze trägt die bandartige Zunge der Rhamphastidae (Pteroglossi!). Eine Stachelreihe der Seitenränder des hinteren Zungenabschnittes von Phoenicopterus ist vorhanden.

Sehr weit vorstreckbar ist sie bei Spechten und Kolibris, was mit dem Verhalten der Zungenbeinhörner und deren Muskeln in Zusammenhang steht und nicht vom Baue der Zunge selbst abhängt.

Eine besondere Anpassung geht vom *Boden der Mundhöhle* der *Pelikane* aus. Eine sackartige Erweiterung des gesammten Bodens vermag einen großen Vorrath von Nahrung (Fische) zu tragen. In anderer Verrichtung steht ein unter der Zunge sich öffnender Sack bei den Männchen von *Otis tarda*, derselbe senkt sich subcutan bis zur Furcula herab. Unmittelbar unter der Mundschleimhaut am halsartigen Eingang des Sackes ist ein Theil der Muskulatur zwischen Hyoid und Unterkiefer vorn und hinten zu einer Art von Sphincter zusammengetreten. Über den Sack s. FLOWER, Proceed. Zool. Soc. 1865. S. 747.

§ 288.

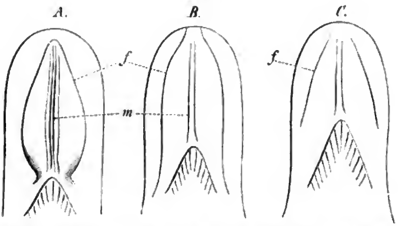
In der Zunge der *Säugethiere* tritt uns die höchste Entfaltung dieses Organs entgegen, nicht bloß im Volum, sondern auch in der inneren Structur, bei welcher eine bedeutende, zum Theil selbständig gewordene Muskulatur viele Complicationen hervorrief. Durch diesen muskulösen Bau wird das schon beim Säugegeschäft im Umfassen der Zitze die ersten Dienste leistende Organ zur Übernahme einer großen Anzahl mannigfaltiger Leistungen geeignet, welche der Verschiedenheit der Nahrungsaufnahme entsprechen. Ihre auf die eigene Muskulatur gegründete, nur bei wenigen nicht ausgebildete Vorstreckbarkeit begünstigt jene Verrichtungen. In der Gestalt besteht auch hier eine Anpassung an die Mundhöhle mit manchen Besonderheiten in den einzelnen Abtheilungen.

Die Vergleichung dieser Zunge kann zunächst nur an solche Zustände anknüpfen, deren Muskulatur sich entfaltet zeigt, wie bei Amphibien und einem Theile der Reptilien. Man könnte sich vorstellen, dass in der Säugethierzunge eine Weiterbildung jener gegeben sei. Das stellt sich bei besonderer Betrachtung der Muskulatur als irrig heraus, denn sowohl bei Amphibien als Reptilien verhalten sich die Mm. genio- und hyoglossi verschieden von jenen der Säuger. Die Hyoglossi treten compact neben einander in die Zunge ein, während sie bei den

Säugethieren die Genioglossi zwischen sich fassen. In diesem Lageverhältnis der Genioglossi, deren Homologie nicht zu bezweifeln ist, liegt der Grund gegen die Ableitung der Säugethierzunge von einer der bekannten niederen Formen. Es liegt somit in ersterer ein bezüglich seiner Muskulatur außer jenen Beziehungen stehendes Organ vor, welches folglich einen Zustand voraussetzt, in welchem noch Spielraum war für die Entfaltung der Anordnung der Muskeln in der bei den Säugern ausgebildeten Weise. Indem die Zunge der Säugethiere eine *neue Richtung der Organisation* eingeschlagen hat, trägt sie doch noch in manchen Abtheilungen Spuren eines niederen Zustandes in der sogenannten *Unterzunge*, welche an der Unterfläche des vorderen freien Theiles der Zunge besteht. Dieses Gebilde ist bei Prosimiern, Beutelthieren und Primaten verbreitet, bei den ersteren mit einem verhornten Epithel versehen, und an der Zungenfläche vorspringend, in den beiden letzten Abtheilungen meist auf Schleimhautfalten reducirt. Bei Stenops umschließt die Unterzunge Reste eines ausgedehnten Knorpels.

Eine mindestens an ihrem vorderen Theile mit hornigem Überzug versehene, von einem Knorpel gestützte Zunge dürfte als das ältere Organ anzusehen sein, auf welchem eine größtentheils neue Zunge durch Ausbildung der Muskulatur in der genannten Weise entsteht. *Von dieser Unterzunge nehmen wir den Ausgangspunkt*, weil von ihr aus die Anschlüsse an die niederen Zungenbildungen bestehen. Dass sie ein Product der neuen Zunge sei oder aus deren Schleimhaut entstanden, müssen wir zurückweisen, denn das Organ besitzt in dem von mir nachgewiesenen Knorpel (Stenops) ein Skeletgebilde, welches nur einer Zunge, wie sie bei Sauropsiden besteht, entstammen kann, wie ja auch die übrigen Befunde nur dorthin Anschlüsse bieten. Aus der Beschaffenheit der Unterzunge geht hervor, dass es *ein rudimentäres Organ* ist mit unbekannter Function. Es bietet mehrfache Stufen der Rückbildung bis zum gänzlichen Schwinden, wie es denn auch vielen Abtheilungen der Säugethiere fehlt. Ob es da einmal vorhanden war, ist nicht zu bestimmen. Aber indem wir es in Rückbildung treffen, muss auch eine frühere Ausbildung nothwendig vorausgesetzt werden, ein Zustand, in welchem eine Function bestand, und dieser kann nur in seinem Anschlusse an die Zunge

Fig. 72.



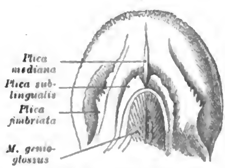
Säugethierzungen in ventraler Ansicht mit der Unterzunge. (Schematisch.) Der Muskelantritt zur Zunge ist angedeutet. *A* von einem Lemur, *B* einem Beutelthier, *C* einem Primaten. *m* mediane Leiste. *f* freier Rand der Unterzunge.

gefunden werden, zu welcher es gehört, und in welcher seine letzten, beim Menschen in der *Plica fimbriata* bestehenden Reste aufgehen. Da die Anfügung der Unterzunge an die Zunge genau vor dem Austritt der Muskulatur der letzteren statt hat (Fig. 72 *A*), wie denn auch die Reduction der Unterzunge mit einer basalen Ausdehnung der Muskulatur einhergeht (vergl. Fig. 72 *A*, *B*, *C*), so wird ein Zusammenhang der Ausbildung jener Muskulatur mit der Reduction der Unterzunge zu begründen sein. Von dem Process überblicken wir je nur eine Strecke, durch die Vergleichung der Einzelbefunde, wir sehen aber weder den Zustand, in welchem die Unterzunge noch das dominirende Organ ist, noch jenen des ersten Beginns der Muskelzunge, und wir müssen auch hier mit der Thatsache rechnen, welche uns schon bedeutend fortgeschrittene Veränderungen entgegen bringt. Die berechtigte, weil begründbare Hypothese läuft also auf die Vorstellung hinaus, *dass in der Säugethierzunge zweierlei Vorgänge einhergehen, eine Ausbildung und eine Rückbildung.* Die Ausbildung betrifft wesentlich die Muskulatur, sie liefert die Muskelzunge, die bei allen zur herrschenden wird, die Rückbildung waltet im vordersten Abschnitt der primitiven Zunge, welcher in der Unterzunge nicht einmal allgemein, sondern nur in wenigen Abtheilungen rudimentär erhalten bleibt. Das neue Organ, in seiner Function viel freier, entfaltete sich über dem alten, welches, functionslos geworden, auf jene Rudimente verschwand.

Eine genauere Kenntnis der Ontogenese, vorzüglich von Stenops, würde wohl auch der Phylogenese der Säugethierzunge sehr förderlich sein. Für jetzt müssen wir uns mit dem durch die Vergleichung gewonnenen Ergebnisse begnügen müssen.

C. Gegenbaur, Über die Unterzunge des Menschen und der Säugethiere, Morph. Jahrb. Bd. IX, und Beiträge zur Morphologie der Zunge, Morph. Jahrb., Bd. XI.
Dass das Rudiment der Unterzunge beim Menschen (es kommt auch andern Primaten zu, z. B. dem Orang) als *Plica fimbriata* (Fig. 73) nicht bei der ersten Sonderung der Zunge auftritt, sondern erst bei der entwickelten Zunge unterschieden wird, ist *kein Grund gegen die primitive Natur derselben*, denn viele Organe finden in immer mehr sich verspätendem Auftreten ihren Untergang. Die Ausdehnung dieser Plica fimbriata nach hinten wird ebenso als ein secundärer Befund anzusehen sein, welcher nicht mehr die Unterzunge selbst, sondern aus ihrem hinteren Seitenrande etwas Neues sich ausbilden ließ.

Fig. 73.



Unterfläche der Zunge eines Neugeborenen

Von der bei manchen Säugethieren (z. B. Stenops) als doppelte Unterzunge beschriebenen Bildung gehört die eine, untere, gar nicht der Zunge an, sondern ist eine Schleimhautfalte des Bodens der Mundhöhle (*Plica sublingualis*). Es sind sehr mannigfaltige Gebilde, zu denen auch die sogenannte Unterzunge der Fledermäuse gehört. Auch Beziehungen zur Glandula sublingualis bestehen, und ihr vorderes Ende kann einen Vorsprung bilden, beim Menschen als Caruncula bezeichnet.

Mit der Unterzunge haben wir in Zusammenhang zu bringen eine sehr mannigfach auftretende Bildung, welche als *Lyssa* oder »Tollwurm« bezeichnet zu

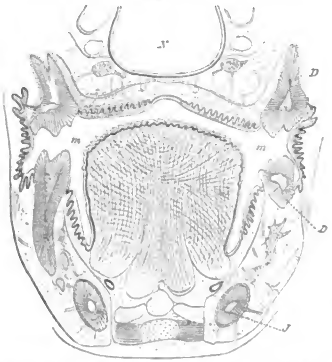
werden pflegt. Es ist im Allgemeinen ein von der Unterfläche her im Septum linguae verlaufender und dieses zum Theil constituirender Bindegewebszug mit vielen geweblichen Modificationen, durch welche im Einzelverhalten bei verschiedenen Säugethieren eine große Mannigfaltigkeit hervorgerufen wird, bis die ganze Einrichtung, reducirt nur durch das bindegewebig die Muskelzunge durchsetzende Septum, vorgestellt wird. Bei der Erhaltung der Unterzunge setzt sich von ihr aus Bindegewebe zum Septum fort, und dieses Gewebe umfasst innerhalb der Unterzunge deren knorpelige Skeletreste mit zwischen denselben befindlichem Fettgewebe, welches mehr oder minder zusammenhängende Züge bildet, die sich weit nach vorn in das Septum erstrecken können. Die an die Unterzunge geknüpfte Entstehung der Lyssa (Prosimier) bringt auch Musknlatur in Zusammenhang damit, die wahrscheinlich dem M. genioglossus entstammte und die in ihrem besonderen Verhalten auch dann noch nachweisbar bleibt, wenn die Lyssa nur in Fettzellensträngen im Septum repräsentirt wird, wie das bei Carnivoren sich findet. Die bindegewebige Umschließung jener Fettmassen lässt in ihnen einheitliche Bildungen sehen, deren ursprüngliche Zugehörigkeit zur Unterzunge mit der Reduction von deren Skelet dann nur noch durch seltenes Bestehen von Knorpelzellen bezeugt wird, so dass die Gesammtheit des septalen Verhaltens der Zunge am hinteren Abschnitt derselben in großer Complication sich ergiebt. Wie die Unterzunge selbst in vielen Punkten einer Aufhellung bedarf, so liegt auch in jener Region der Zunge selbst noch eine große Anzahl von ungenügend erkannten Dingen vor, welche neue Aufgaben vorstellen, und für jetzt können wir nur sagen, *dass die Lyssa höchstwahrscheinlich aus der Rückbildung der Unterzunge ihre Entstehung nahm.*

Die *Lyssa* steht in ihrem Vorkommen bei Carnivoren in Beziehungen zur »Rabies canina«, daher die Benennungen. Einen Beginn genauer Prüfung s. bei J. Nusbaum, Über die Sublingua, das Septum linguae und die Lyssa der Säugethiere. Anzeiger der Acad. der Wiss. zu Krakau. Dec. 1898.

Nachdem wir die Vorführung der Säugethierzunge mit der sogenannten Unterzunge begannen, weil sie wahrscheinlich einer primitiven Zungenbildung angehört, die mit der Entfaltung *der eigentlichen Zunge* dem Untergange, mit Resten auch in die Aufnahme derselben verfiel, ist nur die letztere zur näheren Betrachtung geboten. In ihr kommt die Musknlatur zu mächtiger Ausbildung und steigert die Bedeutung des Organs, welches zu mannigfachen Verrichtungen befähigt wird. Durch die Muskulatur wird nun die Zunge zu einem massiveren Organ, das wir als fleischig bezeichnen, und *dieser Zustand kommt besonders dem hinteren oder Anfangstheile der Zunge zu.* Ein Querschnitt durch die Zunge an jener Partie bringt das zur Darstellung (Fig. 74) und damit zugleich den Gegensatz zu den Zungen niederer Wirbelthiere. Wir beachten dieses Verhältnis, welches zugleich mit einem Dünnerwerden der Zunge nach vorn verknüpft ist, indem wir dann an jenem proximalen Abschnitt die höhere Leistung erkennen. Diese wird nicht nur durch das Schlinggeschäft, sondern ebenso durch die stille, sich innerhalb der Mundhöhle vollziehende Arbeit bei der Thätigkeit der Molares

beherrscht, wobei nothwendig auch der Zunge eine wenn auch secundäre Action zufallen muss. In der Ausbildung der Molares bei Säugethieren, im Gegensatz zu den Amphibien und Sauropsiden, werden wir eine auch die Muskulatur der Zunge beeinflussende Instanz zu suchen haben. Auch für die Wirkung gegen den harten Gaumen mit seinen epithelialen Hartgebilden kommt diesem Zungentheile Bedeutung zu (Fig. 74). Daher mag dieser Theil der Zunge als *Pars intermuscularis* unterschieden werden. Es sind also mehrfache, aus der Begrenzung der Mundhöhle erworbene Beziehungen, welche für das Organ wirksam sind. Diese Ausbildung eines hinteren Abschnittes am Zungenkörper erscheint in verschiedenem Maße verbreitet, am bedeutendsten bei Ungulaten, aber auch in manchen anderen Abtheilungen angedeutet, wie aus Fig. 74 zu ersehen ist. Dieser Umstand kann für eine allgemeinere Verbreitung sprechen.

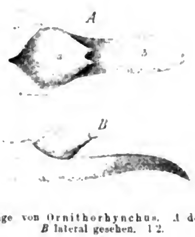
Fig. 74.



Querschnitt durch den hinteren Theil der Zunge einer Maus mit der Mundhöhle und deren Umgebung. *m* Mundhöhle. *N* Nasenhöhle (Cavum pharyngo-nasale). *D* Backzähne. *J* Incisivi (Nagezähne).

Ob er im Zusammenhang mit einem noch viel ausgebildeteren Zustand, einer Theilung der Zunge in zwei Abschnitte, bei Ornithorhynchus (Fig. 75) besteht, müssen wir dahingestellt sein lassen, wenn auch die Quelle dieser Befunde eine gemeinsame sein mag. Wenn ich früher ihr Verhalten bei Ornithorhynchus auf die Unterzunge bezog, so halte ich diese Auffassung auch durch die ihr nicht fehlende Einsprache keineswegs für widerlegt und muss jedenfalls daran festhalten, dass in der Zunge der Säugethiere keine so einfache Weiterbildung von Reptilienzuständen vorliegt, wie das behauptet zu werden pflegt.

Fig. 75.



Zunge von Ornithorhynchus. *A* dorsal, *B* lateral gesehen. 1/2.

Die in die Zunge eintretende Muskulatur bleibt nur auf relativ kurzer Strecke compact, indem sie sich bald in Schichten und Züge bestimmter

Anordnung auflöst, welche ein viel bedeutenderes complicirtes Verhalten als bei Sauropsiden darbieten, wenn auch schon bei diesen, wie bei den Amphibien der Anfang dazu besteht. Diese Auflösung schreitet unter Zunahme der Durchflechtungen gegen die Oberfläche vor, deren Theile somit eine selbständige Beweglichkeit erlangen, welche der Erhöhung der Leistung des Organs zu Gute kommt. Aus anfänglich der Kiemenmuskulatur angehörigen Muskeln entstehen somit zahlreiche, mit eigenen Leistungen begabte Complexe, die in ihrer Anordnung einander durchsetzen und auch mit besonderen Benennungen unterschieden zu werden pflegen, nachdem ihnen eine gewisse Selbständigkeit erworben ist.

Aus Veränderung des Verhaltens dieser Muskulatur, auch durch Erwerbung neuer Ursprungsgebiete ergeben sich wieder für die einzelnen Abtheilungen besondere Structuren. Diese innere Muskulatur ist an sich zwar ein neuer Erwerb, welcher aber von den von außen her in die Zunge eintretenden Muskeln sich ableitet, von denen der *Genio-* und der *Hyoglossus* die primitivsten sind. Von diesen abgelöste Portionen würden sich selbständig in der Zunge entfaltet haben. Ein bei Einhufern und Wiederkäuern vorn zwischen den Unterkieferhälften gelegener *Myloglossus* ist wohl der Zungenmuskulatur fremd, wenn es richtig ist, dass er vom Facialis innervirt sei. Der sehr allgemein verbreitete *Styloglossus* erscheint als eine aus der Zunge auf das vordere Zungenbeinhorn zum Ursprung gelangte Portion, wie seine Innervation andeutet. Auch für den Hyoglossus besteht eine Verschiedenheit des Ursprunges, der bei manchen Affen auf den Schildknorpel verlegt ist. Ein solcher Thyreoglossus kommt auch bei Ornithorhynchus vor.

Die Beweglichkeit der Zunge scheint am wenigsten bei den *Cetaceen* entwickelt, vielleicht auch bei den *Sirenen*, deren Zunge in großer Ausdehnung mit dem Boden der Mundhöhle verbunden ist. Dem vorderen, weil feinsten Theil kommt allgemein die größte Beweglichkeit zu, so dass er in mannigfaltiger Art verwendet wird. Bei *Carnivoren* dient die Zunge, mit ihrem vorderen Ende löffelförmig sich höhlend, zum Trinken.

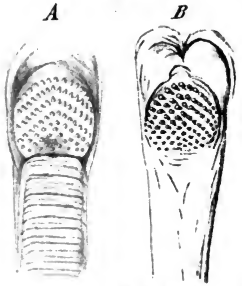
In eigenthümlicher Art ist eine Umgestaltung der Zunge bei manchen *Edentaten* (Myrmecophaga) und bei *Echidna* erfolgt, wo sie wurmförmig sich darstellt und weit vorstreckbar ist. Die damit in Verbindung stehende Anordnung in der Muskulatur kommt besonders in der Bildung einer ringförmigen Muskelschicht in der Zunge bei Echidna wie bei Myrmecophaga in der Verlegung des Ursprunges des Hyoglossus zum Ausdruck, indem dieser Muskel mit seinem bedeutendsten Theil weit zurück an der Innenfläche des Sternum, bei Myrmecophaga sogar am Xiphoidfortsatz derselben entspringt, somit zu einem Sternoglossus geworden ist. Von einem wahren Hyoglossus sind nur Reste vorhanden. Dass im Übrigen jedes der beiden Genera noch manche Eigenthümlichkeiten im Zungenbau aufweist, wird durch die weite zwischen beiden befindliche Kluft leicht begreiflich.

DUVERNOY, Mém. de la Soc. de l'hist. nat. de Straßbourg. T. I. OWEN, Transact. zoolog. Soc. Vol. IV.

Wie in der Muskulatur bereits eine functionelle Mannigfaltigkeit des Organs zum Ausdrucke kommt, so wird auch die Oberfläche, wie schon im Anfange bei Amphibien, der Sitz bestimmter Differenzirungen, welche von jenen der unteren Abtheilungen verschieden sind. Hier, gegen die Mundhöhle, äußert sich deren Wirksamkeit, sei es, dass sie unter Verhornung des Epithels Hartgebilde zur Veränderung aufgenommener Nahrung herstellen, sei es, dass an ihnen eine Verbreitung sensibler Nerven sich ergiebt. In der Vertheilung dieser im Ganzen wieder als »Papillen«

sich darstellenden Gebilde drückt sich allgemein eine Differenz des hinteren und des vorderen Abschnittes der Zunge aus, und den ersteren, als Pars intermolaris bezeichneten kommt der Besitz auf die Verkleinerung wirkender Apparate sehr verbreitet zu, indess an anderen einfachere Fortsatzbildungen obwalten. Diese neue Differenzirung ist schon bei den Monotremen, allerdings in sehr verschiedener Art, ausgeprägt. Bei Ornithorhynchus trägt der freie Rand des hinteren Zungentheiles zwei stachelähnliche Bildungen (Fig. 76), welche (ob regelmäßig, ist [G. POULTON] nicht sicher) mit einer Mündung versehen sind, während Echidna zahlreiche verhornte Erhebungen besitzt, die das mehr (Fig. 75 *A*) oder minder (*B*) scharf abgegrenzte Anfangsstück der Zunge bedecken. Der letztere Befund stellt wohl den primitiveren dar, der andere den weitergebildeten, wie ja auch hier (*A*) der anschließende Theil der Zungenoberfläche in eine Querfaltung ausgebildet ist (*A*). Ob die vielen sehr resistenten Vorsprünge bei Ornithorhynchus aus ähnlichen hervorgingen, ist ungewiss, obwohl die entsprechende Örtlichkeit bei Echidna die jüngeren Formen der Hornzähne trägt.

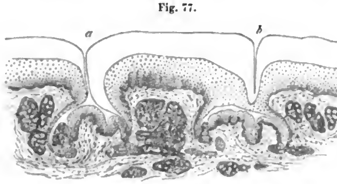
Fig. 76.



Hinterer Theil der Zunge von Echidna setosa *A*, Echidna hystrix *B*, mit der Anordnung der Hornzähne.

Eine gleichfalls dem hinteren Theile der Zunge angehörige, für die Säugethiere sehr charakteristische Bildung sind die *Papillae vallatae* (P. fossulatae OWEN), in Vertiefungen der Schleimhaut eingesenkte größere Papillen, an denen die Einsenkung (Fossula) an beiden Wandflächen eine Nervenvertheilung (vom Glossopharyngeus) trägt, so dass die ganze *Einsenkung* im *Dienste der Perception steht*, aus welchem sie hervorgegangen ist. Diese Papillae vallatae bilden eine Querreihe mit sehr wechselnder Zahl der Einzelpapillen. Bei größerer Zahl ergiebt sich die Anordnung mit nach hinten sehenden Enden, wie die Hornzähne von Echidna (Fig. 76), an welchen gleichfalls eine basale Einsenkung vorkommt, so dass die genannten Papillen mit den Hornzähnen von Echidna als Gebilde *gemeinsamen Ursprungs* gelten können. Dabei ist nicht gesagt, dass die Hornzähne den Ausgangspunkt

Fig. 77.



Querschnitt durch den vordersten Zungentheil von Echidna mit den zwei Geschmacksorganen und deren Eingängen *a b*, davon der eine (*b*) nur zum Theil getroffen ist. In der Umgebung sieht man Durchschnitte von Drüsen. (Nach OPPEL.)

vorstellen, vielmehr soll nur die Verbreitungsart über die Zunge betont sein, wenn sie auch bei den echten Mammaliern in vielen Reductionen erscheint.

Die Vertretung von Geschmacksorganen besteht bei den Monotremen in ähnlichen Einrichtungen, die sie mit den Papillae vallatae zusammenwerfen ließ. Echidna besitzt am vordersten Theile der Zunge zwei nicht weit von einander entfernte, zu papillären Erhebungen führende Einsenkungen, und bei Ornithorhynchus kommen zwei Paare solcher Bildungen vor, davon das eine gleichfalls vorn, das andere am hinteren Abschnitte des Vordertheiles seine Lage hat. In diesen Organen werden die sensiblen Einrichtungen von der Papillaroberfläche getragen, während sie sonst ihren Sitz in der Fossula oder auch an der Papillenbasis zu zeigen pflegen. Wie wir diese Organe der Monotremen von denen der übrigen Mammalia trennen, so halten wir sie selbst wieder für differenten Ursprungs, wenn sie auch aus der allen Säugethieren gemeinsamen Papillenbekleidung der Zungenoberfläche entstanden sind.

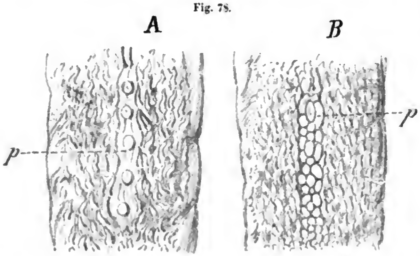
In den *Papillenbildungen* herrscht im Ganzen eine bedeutende Mannigfaltigkeit. In der Regel sind es Complexe einfacher Schleimhautpapillen, *Papillenstöcke*, wobei die Zahl der einzelnen den Umfang des Ganzen beherrscht. Doch fehlt auch die Verbreitung der einfachen nicht, wie sie z. B. bei Ornithorhynchus mit epithelialen Fortsätzen haarähnliche Bildungen vorstellen. Die Mannigfaltigkeit der Papillen entspricht jener der Functionen, welche hier sich vollziehen, und außer bei der Aufnahme und Bewältigung der Nahrung ist es auch die Verbreitung der Nerven und ihrer Endapparate, welche hier eine Rolle spielt, wobei außer dem Glossopharyngeus auch der Lingualis für den weit größeren Vordertheil der Zunge betheiligt ist. Außer den Papillae vallatae werden noch andere unterschieden, von denen manche wie Übergangsformen sich darstellen. Die Anordnung der Vallatae haben wir wegen der vorn gewölbten Bogenform mit größerer Zahl als neue primitivere gedeutet, weil diese Anordnung in sehr verschiedenen Abtheilungen besteht und weil der Besitz von allerdings durch ihre Hornbedeckung in anderer Function stehenden Papillen bei Echidna es einigermaßen wahrscheinlich machte, dass die immer vor diesen Hornzähnen liegenden Schmeckorgane mit der Umbildung auf eine Reihe zahlreicherer Papillen überging. Wir gehen aber nicht so weit, jene Vergleichung als für jetzt sicherstehend gelten zu lassen.

Wie beim Menschen und einigen Affen besteht eine größere der Bogenform folgende Papillenzahl an der Zungenwurzel vieler Carnivoren, auch der Wiederkäuer und der Sirenen. Auf drei reducirt sind die Papillae vallatae bei Marsupialiern, bei manchen auf eine (Halmaturus), welche der medianen, sonst nach vorn gerückten entspricht. Drei besitzen auch Insectivoren, Prosimier und die meisten Quadrumanen, ein Theil der Nager, auch die Pferde, während eine Reduction auf nur zwei bei Chiromys, manchen Nagern (Sciurus, Lepus) vorkommt, selbst bei manchen Carnivoren (Viverra zibetha, Hyaena striata) und anderen vorhanden ist.

Die Vergleichung der verschiedenen Zustände lehrt somit eine sehr ausgebreitete Reduction in der Zahl, wobei nur zweifelhaft ist, ob bei der Dreizahl die lateralen Papillen aus einer Verschmelzung mehrerer oder aus dem Untergange einzelner aus übrig gebliebenen entstanden. Da an Stelle einer einzigen lateralen auch zwei, obwohl als Seltenheit, beobachtet sind (Dasyurus), wird in dieser Variation vielleicht etwas Primitives zu ersehen sein. Für die Entscheidung über solche Fragen wäre die Untersuchung bei einer möglichst großen Individuenzahl von Wichtigkeit. In dem Vorkommen einer medianen Reihe von Papillae vallatae bei Lemur (Fig. 78 A)

spricht sich eine besondere Einrichtung aus, welche einen Übergriff der medianen Vallataebildung bedeutet und vielleicht mit der bei einer anderen Lemurspecies vorhandenen, an eine mediane Papilla vallata (Fig. 78 *B, p*) angeschlossenen Reihe nur größerer Papillenbildungen im Zusammenhang steht. Die Oberfläche der Papilla vallata, in der Regel plan, kann auch eine leichte Einsenkung bieten, oder sie ist geringer entfaltet und kann wieder mit einigen kleinen Papillen besetzt sein.

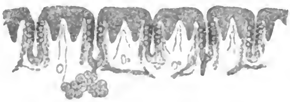
Fig. 78.



Ein Stück der hinteren Zungenoberfläche von zwei verschiedenen Lemuren. *A B. p* Papillae vallatae.

Größere Papillen finden sich auch am hinteren Seitenrande der Zunge schon bei den Monotremen, und an der gleichen Stelle kommt es bei den echten Säugethieren unter Erhaltung der Einsenkung zu einer größeren Papillenzahl, wobei einzelne Strecken der Schleimhaut wie blattartige Vorsprünge sich darstellen, zwischen denen Spalten zum Eingange leiten. Auch äußerlich kann diese Bildung schärfer sich abgrenzen, so dass sie im Ganzen als *Papilla foliata* bezeichnet wurde. Die Blätter tragen die Papillen an der Wand jeder spaltartig geöffneten Tasche. Das Organ ist unter den Beutelthieren (Didelphys, Phalangista), auch bei manchen Nagern (Lepus, Hystrix, Coelogenys und Hydrochoerus) und Carnivoren (Viverra, Paradoxurus, Felis) beobachtet, bei Affen in sehr verschiedener Ausbildung. Spuren davon kommen auch dem Menschen zu. Unter den Ungulaten besitzen es die Pferde, Tapire, auch Hyrax. Von anderen über den größten Theil des Zungenrückens bis zur Spitze verbreiteten Papillenbildungen heben wir nur die große Mannigfaltigkeit, je nach den Abtheilungen verschieden, hervor.

Fig. 79.



Schnitt durch einen Theil der Papilla foliata des Kaninchens. Man sieht die Wände der Tasche mit den Geschmacksorganen besetzt. (Nach Th. W. Engelmann.)

F. J. C. Mayer, Neue Unters. aus d. Geb. d. Anat. u. Phys. Bonn 1842. Ebenda hat auch ein kleines zungenartiges Organ unterhalb der Zungenspitze von Dasypus setosus Beschreibung gefunden.

Von der großen Literatur über die Zunge erwähnen wir nur F. Münch, Topographie der Papillen d. Zunge (Menschen und Säugethiere). Morpholog. Arbeiten. Bd. VI. E. B. Poulton, bei Ornithorhynchus. Quart. Journal of Microscop. N. S. No. XXIII. Marsupials. Proceed. Zool. Soc. London 1883. F. Tuckerman, bei zahlreichen Säugethieren in verschiedenen Zeitschriften. A. Oppel, Zunge der Monotremen, Marsupialier und Manis in Semon's Forschungsreisen 1899.

Für zahlreiche Abbildungen von Zungenquerschnitten verschiedener Wirbelthiere s. Prinz Ludwig Ferdinand von Bayern. Z. Anat. d. Z. München 1884.

Von den Drüsen der Mundhöhle.

§ 289.

Die mikroskopische Anatomie hat schon mehrfach bei Fischen vom Epithel der Schleimhaut der Mundhöhle ausgehende, als verändertes Epithel erscheinende Bildungen ans Licht gebracht, die man als drüsig ansehen mochte, die aber doch nicht, weil der Abgrenzung entbehrend, als Drüsen gelten konnten. Ihre Mannigfaltigkeit bezeugt den verschiedenen Werth, und der Mangel von Selbständigkeit bekundet eine tiefere Stufe, wie sie denn unter sich des gemeinsamen Ausgangspunktes entbehren und höchstens nur als vereinzelt beginnende Vertreter einer erst in höheren Abtheilungen bedeutungsvoller werdenden Einrichtung gelten können. Vielfach fehlt es auch ganz an jenen Modificationen des Epithels. Die Bedeutung der Mundhöhle bei Fischen macht den *Drüsenmangel* erklärlich. Vorzugsweise der Wassereinfuhr für die Athmung dienend und niemals von dem aufgenommenen Nahrungsmateriale zu längerem Verweilen benutzt, wenn wir von jenen seltenen Fällen absehen, in welchen Aufbewahrungsorte für Nahrung in Taschen u. dergl. bestehen, gewinnt die Nahrung keine wichtige Beziehung zur Wandung der Mundhöhle, die ihr außer der etwaigen Einwirkung der Bezahnung keine für ihre physiologische Bedeutung wichtige Veränderung widerfahren lässt.

Dass in solchen Taschen der Nahrung keine durch Drüsen geleistete Veränderung zu Theil wird, vertrat M. Sagemehl, Über die Pharyngealtaschen der Scarinen und das Wiederkäuen dieser Fische. Morphol. Jahrbuch. Bd. X.

Im Gegensatze hierzu verhalten sich die übrigen Vertebraten, deren Mundhöhle in anderer Bedeutung steht. Die erste ausgedehntere Drüsenbildung, aus zahlreichen epithelialen Einsenkungen hervorgegangen, knüpft bei den *Amphibien*, und *dadurch wohl einen primitiven Zustand bekundend*, an die Genese der Zunge an, wie oben von dieser berichtet wurde. Wenn auch sonst, wie z. B. am Gaumen, Drüsen auftreten, so ist doch die bedeutendste Verbreitung an der Zunge, wo wir ihrer schon oben gedacht haben, und die am Gaumen erscheinende (Gl. intermaxillaris) kommt mehr wie zur Ausfüllung einer medianen, durch das Verhalten des Kopfskelets bedingten Lücke (vergl. Fig. 58) (Urodelen) zu Stande, als durch den besonderen Werth dieser Örtlichkeit, wenn auch von daher eine bevorzugte Leistung für die Wirkung des Secretes geschehen mochte. Bei manchen Urodelen erlangen diese Drüsen eine Ausdehnung nach der Oberfläche des Kopfes und sind hier mit Drüsen des Integuments in manche Verwechslung gerathen. Alle diese Drüsen halten sich im Ganzen in sehr einfacher Beschaffenheit, wenn auch mit manchen Differenzen in der feineren Structur, welche wir hier nicht ins Auge zu fassen brauchen, da daraus kein Einfluss auf unsere eigentliche Aufgabe erwächst.

Drüsen bestehen bei *Anuren* und *Salamandrinen*, die bei Perennibranchiaten, Derotremen und Gymnophionen vermisst werden. Kleine Drüsen, welche wohl Schleimdrüsen vorstellen, finden sich bei *Salamandrinen* und *Anuren* in verschiedenen

Gegenden der Mundhöhle, auch an der Zunge, wo sie eine ausgedehnte Schicht zusammensetzen. Ihr Secret steht hier wohl mit der Nahrungsaufnahme, besonders bei den Fröschen in Function. Eine Gruppe ist bei den Anuren in der Umgebung der inneren Nasenöffnungen wahrgenommen (BORN). Bedeutendere haben sich in den beiden vorgenannten Abtheilungen gleichfalls am Dache der Mundhöhle entfaltet und betten sich mit ihren Schläuchen zwischen die Praemaxillaria, oder in den Raum zwischen die Nasenkapseln (LEYDIG, WIEDERSHEIM). Diese *Internasaldrüsen* ragen dann bis unter das äußere Integument des Kopfes und können von da aus sogar eine größere Verbreitung über die Oberfläche des Schädels nehmen, wo sie sich sowohl seitlich als über die Orbitae bis nach hinten erstrecken (Plethodon, Chioglossa, Batrachoseps etc.). Auch am Boden der Mundhöhle kommen größere Drüsen zur Ausbildung, sie münden meist vorn aus und können als *Sublingualdrüsen* unterschieden werden. Sehr ansehnliche Schläuche sind es bei Spelerpes (WIEDERSHEIM).

Die Ausführgänge der Internasaldrüsen tragen Cilien, wie die Mundhöhlenschleimhaut. Über die Drüsen der Mundhöhle der Amphibien: LEYDIG, WIEDERSHEIM, Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien. Z. f. w. Z. Bd. XXVII.

Eine bedeutendere Differenzirung sowohl der Drüsen selbst als auch in Hinblick auf die Örtlichkeit derselben ist bei den *Sauropsiden* erfolgt. Die alten Drüsen der Zunge behalten noch ihre Stätte auf der Zungenoberfläche, wenigstens bei einem Theile der *Reptilien*, und hier sogar in vereinzelter besonderer Ausbildung (Chamaeleo, Fig. 66). Sonst scheinen sie bei den Lacertiliern überhaupt am engsten an den primitiveren Befund sich anzuschließen, bei mancher Differenzirung der Einzeldrüsen. Die Stelle der Intermaxillardrüsen wird durch *Gl. palatinae* vertreten, die wohl aus jenen entstanden sind. Sie sind theils paarig, theils unpaar (median), aus Einzeldrüsen bestehend. Am schwächsten sind sie bei Amphisbänen, am bedeutendsten bei Chamaeleo. Von größter Bedeutung durch ihre Mächtigkeit stellen sich die *Gl. sublinguales* dar, wieder Drüsengruppen in tubulöser Entfaltung, am Boden der Mundhöhle unterhalb der Zunge (vergl. Fig. 67). Sie kommen auch den Schildkröten zu und lassen bei Schlangen ihre Ausmündung an jener der Zungenscheide erkennen, während eine zweite Sublingualdrüse dicht hinter der genannten in der Hinterwand der Zungenscheide liegt. Eine neue Entfaltung von Drüsen folgt den Kiefern, in deren Schleimhaut sie sich zu Einzelorganen ausbildeten, welche, wie es scheint, in ihrer Anordnung Beziehungen zu den Zähnen erkennen lassen. Von diesen *Glandulae labiales* fehlen die *Superiores* manchen Lacertiliern, während die Inferiores constanter sind. An den Gl. lab. sup. macht sich bei den Schlangen eine Differenzirung bemerkbar, indem vordere und hintere schon in differenter Färbung und auch in der feineren Structur Besonderheiten darbieten. Andeutungen hiervon sind in großer Verbreitung, aber bei den Giftschlangen kommt es zu einer wichtigen Sonderung, indem die letzte obere Lippendrüse zu der *Giftdrüse* geworden ist. Diese Gl. venenosa ist aus der sonst eingehaltenen Reihe gerückt, liegt höher, erlangt auch eine eigene Gestalt, und ihr bedeutender als bei anderen Labialdrüsen verlängerter Ausführgang führt zu der Rinne des Giftzahns.

Schon der Eingang in den Mund wird bei Eidechsen und Schlangen von Drüsen umgeben, die der Ober- wie der Unterlippe zugetheilt sind. Mit den Lippen fehlen solche

Drüsen nur den Schildkröten, wie auch den Crocodilen. Die *Lippendrüsen* der *Lacertilier* sollen an der Unterlippe beständiger sein. Sie bilden oft reich verzweigte Schläuche. An der Oberlippe wird bei manchen die vorderste Gruppe als »Schnauzendrüse« unterschieden (Chamaeleo).

Die *Schlangen* bieten die bedeutendste Ausbildung der Labialdrüsen, und zwar sind sie hier besonders bei den giftlosen entwickelt, am meisten in der Unterlippe, dem Unterkiefer entlang, theilweise von einem Lymphraume umgeben. Die der Oberlippe reichen vorn bis zur Medianlinie und nehmen nach hinten an Umfang zu. Man unterscheidet die letzte, hinter der Orbita gelegene meist durch ihre gelbliche Färbung von den vorderen, grauröthlich sich darstellenden, und von jenen zieht der Ausführgang unterhalb des Auges hin. Diese Drüse sendet bei den giftigen Schlangen ihren Ausführgang unter dem Auge hin zum Giftzahn, und stellt sich als *Giftdrüse* dar, die sich noch mit manchen besonderen Einrichtungen umgiebt.

Bei manchen Giftschlangen fehlen die Oberlippendrüsen bis auf die *Giftdrüse*, bei anderen kommen jedoch auch vor dieser noch andere kleinere Drüsen vor, z. B. bei Naja und Vipera berus. Die Giftdrüse ist nicht nur durch ihren Umfang, sondern auch durch deutlich tubulöse Structur vor den anderen ausgezeichnet, auch vor der bei den Giftlosen sie vertretenden Drüse, bei der, wie bei den übrigen Lippendrüsen, die Schläuche, kürzere Ramificationen bildend, als Acini aufgefasst worden sind. Es scheint, als ob das größere Volum der Giftdrüse durch bedeutendere Verlängerung der einzelnen Schläuche erreicht worden wäre. In der gröberen Structur bestehen vielerlei Verschiedenheiten der aufwärts gerichteten, neben einander gereihten Läppchen, sie geben der Drüse z. B. bei Trigonocephalus ein halbgegliedertes Aussehen und sind selbst wieder mit Alveolen besetzt. Die Giftdrüse kann sich auch mit langen Schläuchen in einen Theil des Rumpfes erstrecken oder in noch bedeutenderer Länge innerhalb der Rumpfhöhle, wie bei mehreren Arten von Collophis (A. B. Meyer). Die Lage theilt sie mit jener Drüse der Giftlosen, aus der sie entstand, bei der Kreuzotter etwas oberhalb der Oberlippendrüsen, hinter der Orbita. Eine derbe Fascie bedeckt sie und nimmt Fasern des M. temporalis auf, während außen, unten und theilweise auch innen der M. masseter sie begrenzt. Durch diese Beziehung zu den Kaumuskeln wird beim erfolgenden Bisse zugleich auf die Entleerung des Secretes der Drüse gewirkt. Der Ausführgang der Giftdrüse mündet bei manchen hinten in einiger Entfernung vom Giftzahn aus (z. B. bei Naja, Elaps etc.). Dann führt eine Halbrinne zur Basis des Giftzahnes. Direct setzt sich zu letzterem der Ausführgang bei anderen fort (Vipera, Trigonocephalus, Crotalus).

Im feineren Bau ist die Giftdrüse in ziemlicher Übereinstimmung mit ihrer Vorläuferin, indem ihr Drüsenepithel sehr körnchenreiches Protoplasma besitzt. Dadurch geben sich diese Drüsen als seröse zu erkennen und sind von den übrigen Labialdrüsen unterschieden.

Über die Giftdrüsen und ihren Apparat s. Bächtold, Über die Giftwerkzeuge der Schlangen. Tübingen 1843. Duvernoy, Ann. sc. nat. T. XVI. 1832. *Anguis*, Joh. Müller, De gland. struct. A. B. Meyer, Monatsh. d. Berl. Acad. 1869. Leydig, Arch. f. mikr. Anat. Bd. IX.

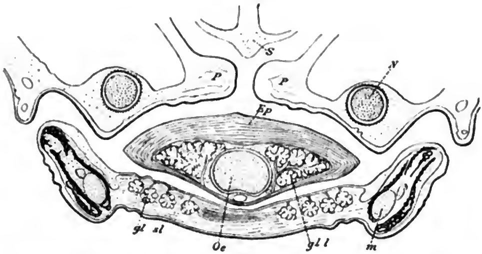
Auch unter den Sauriern (bei Heloderma) ist das Bestehen einer Giftdrüse wahrscheinlich gemacht worden, die bezügliche Drüse gehört aber der Unterlippe an und ist daher eine von den Schlangen unabhängige Bildung.

J. G. Fischer, Verhandl. des Vereins f. naturw. Unterh. Bd. V. Hamburg 1882.

Den von den Lippen ausgehenden Drüsenbildungen gegenüber stellen sich die von der Schleimhaut der eigentlichen Mundhöhle gebildeten von nur geringer Entfaltung dar. Der Gaumen ist als der Träger solcher Drüsen bei manchen Eidechsen bekannt, bei Chamaeleo und den Ascalaboten bestehen laterale Gaumendrüsen, bei anderen

sollen auch mediale vorkommen. Am Boden der Mundhöhle kommen häufiger Drüsen vor. Solche Unterzungendrüsen sind bei den Sauriern bald vertheilt (z. B. Chamaeleo), bald bilden sie eine einzige Masse (Amphibien) tubulöser Drüsen. Sie kommen auch bei Landschildkröten vor und sind bei Schlangen sehr ausgebildet. Auch die Zunge besitzt Drüsen je nach der Beschaffenheit dieser Organe in verschiedenartiger Entfaltung, am reichsten bei Chamaeleo.

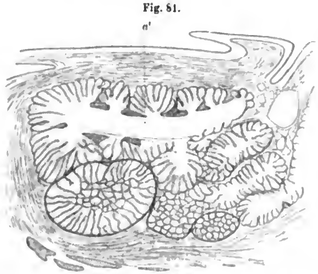
Fig. 80.



Senkrechter Querschnitt durch den Schnabel mit Zunge von **Pavo cristatus pullus**. *P* Gaumen. *S* Septum nasi. *N* Nerv. Andere Bezeichnungen wie in den vorigen Figuren.

Bei den *Vögeln* ist die größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Drüsen aus der Lebensweise verständlich, und das geringe Volum des Organs entspricht den geminderten Ansprüchen. Die Sublingualdrüsen sind minder entfaltet, als sie bei den Eidechsen waren, und für linguale bietet sich mit der Hornentwicklung auf der Zungenoberfläche hier keine Stätte mehr. Die im Inneren der Zunge bestehenden Drüsen lassen mit ihrer Mündung an der Unterfläche der Zunge (Fig. 80 *gl.l*) die Frage entstehen, ob sie nicht von sublingualen abstammen. Eine Entscheidung darüber erfordert neue Untersuchungen. Einstweilen mögen sie als linguale Drüsen gelten. In Fig. 81 zeigt ein hinterer Schnitt eine Anzahl einzelner Schläuche, welche weiter vorn zu einem weiteren Ausführgange vereinigt sind. Gaumendrüsen sind ziemlich verbreitet unterschieden, wenn sie auch manchen

Fig. 81.



Schnitt aus dem Gaumen von **Anas** mit einem Theile der Drüsen. *a'* ein größerer Ausführgang.

Abtheilungen fehlen. Sehr mächtig sind sie bei manchen Schwimmvögeln, bei denen sie ramificirte Lappen bilden, deren Verhalten mit weitem Ausführgange aus nebenstehender Figur zu ersehen ist. Bei ähnlichem Verhalten in der allgemeinen Vertheilung der Drüsen wie bei Reptilien kommt den Vögeln doch eine bemerkenswerthe Weiterbildung zu, und auch in der Vertheilung äußert sich ein Fortschritt, indem nicht nur vor den Sublinguales noch Drüsen sich befinden, die man als Submaxillares unterschied, sondern auch noch am Mundwinkel finden sich einzelne Drüsen, wenn auch meist von geringer Ausbildung.

Den *Vögeln* ist der Apparat der Lippendrüsen mit den Lippen entschwunden bis auf einen kleinen Überrest, der sogenannten *Mundwinkeldrüse*, welche früher als Gl. parotis bezeichnet ward. Diese Drüse mündet an jener Stelle und wird nur selten vermisst. Sie liegt als zusammengesetzte Drüse bald am Mundwinkel, bald, und dies bildet die Regel, hinter dem Jochbogen und sendet dann einen längeren Ausführgang ab.

Die *Mundwinkeldrüse* der Vögel von der bei den Schlangen in eine Giftdrüse umgewandelte abzuleiten, liegt kein zwingender Grund vor, denn zwischen beiden Abtheilungen besteht doch eine bedeutende Divergenz, und Organe wie diese Drüsen sind wenig festen Charakters, besonders da, wo sie in größerer Zahl neben einander bestehen, wie die Lippendrüsen der Reptilien. Die letzte Drüse der Oberlippe ist nicht einmal bei den Reptilien überall in strenger Homologie. Die Mundwinkeldrüse scheint bei manchen Schwimmvögeln zu fehlen (Sula, Colymbus, Halicnus, nach MECKEL), auch bei Ardea und den Eulen (STANNIUS). Beim Schwan liegt sie dicht am Mundwinkel.

Ein näher der Zunge ausmündendes Submaxillardrüsenpaar erlangte häufig eine bedeutendere Größe und complicirtere Structur, wie z. B. bei den Spechten, wo sie sich mit den Zungenbeinhörnern um den Kopf herum bis zum Hinterhaupte erstrecken. Die Drüsen an der Seite der Zunge selbst tragen gewöhnlich zum Volum der Zunge bei und fehlen demgemäß bei rudimentärer Zunge.

Die *Submaxillardrüsen* sind am meisten bei den Schwimmvögeln, bei Hühnern und Raubvögeln entwickelt. Die *Sublingualen* außer den Spechten bei Gallinula, Larus, Mergus und anderen.

Gegen die Sauropsiden ergeben die Säugethiere einen bedeutenden Contrast in dem *Erlangen größerer Selbständigkeit einzelner Drüsen.* Sie nehmen eine so bedeutende Ausbildung, dass sie ihre erste Bildungsstätte verlassen und, zu umfänglichen Organen einheitlich gestaltet, entfernt von der Mündungsstelle zu liegen kommen, unter mehr oder minderer Verlängerung des Ausführganges. Die nicht in dieser Weise sich entfaltenden Drüsen bleiben an Umfang zurück und lagern in der Schleimhaut der Mundhöhle oder nur wenig unter ihr. Es besteht damit ein in der ganzen Mundhöhle verbreiteter Drüsenapparat, aus welchem von einzelnen mit ihrer Ausbildung eine Differenzirung hervorging. Bei den Vögeln ist das Vorkommen von weiter von der Mündestelle gelagerten Drüsen nur vereinzelt, ein Ausnahmefall, der bei den Säugern für bestimmte Drüsen zur Regel ward, ohne dass er von jenen sich ableitet.

Die bei Sauropsiden schon vorhandene Differenzirung der secretorischen Formbestandtheile der Drüsen nach der Bedeutung des Secrets kommt bei den Säugethieren zu bestimmterer Geltung, indem gemäß der histologischen Structur die einen als *Schleimdrüsen*, die anderen als *seröse Drüsen* in Function stehen,

während man sie früher als Speicheldrüsen zusammengefasst hatte. Die Schleimdrüsen scheinen die primitiveren vorzustellen, ans denen die anderen entstanden, und wenn Fälle beobachtet sind, in denen Schleimdrüsen Theile von serösen Drüsen enthalten, dass also ein Theil des einheitlich entstandenen Organs sich in der einen Art entwickelt hat, ein anderer in der anderen, so ist daraus nur die morphologische Zusammengehörigkeit beider zu ersehen, und wir folgern aus der gegebenen, functionell bedeutungsvollen Differenz keineswegs eine fundamentale.

Die bedeutende *Ausbildung des drüsigen Apparates* der Mundhöhle steht in zweifellosem Connex mit dem hohen Werthe, welchen letztere durch die Differenzirung des Gebisses sowohl als auch der Zunge empfangen hat. In diesen beiden Theilen gelangen ganz andere Einrichtungen zu Bedeutung, als dies bei lebenden Reptilien uns bekannt ward. Auch der Gaumen mit seinem Velum gehört hierher. Alles auf die Bewältigung der Nahrung Gerichtete lässt verstehen, wie die Entfaltung bereits vorhandener secretorischer Organe zu einer hohen Stufe gelangt ist.

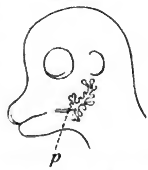
Die Drüsen sind im Ausgange von einfachen Formen mit der Zunahme des Volums und damit auftretenden Ramificationen der Ausführwege in diesen sitzende Buchtungen, welche noch die Einheit vorstellen, zu kleineren Acinis, wie diese wieder zu größeren vereinigt. So kommt bei den größeren Drüsen eine Zusammensetzung von Lappen und Läppchen zu Stande. Bezüglich der Anordnung bleibt der von den Amphibien beginnende Zustand erhalten, den die Mundhöhle einnimmt. Aber diese Drüsen erscheinen vermehrt, wenn auch im feineren Verhalten nach der Größe des Thieres verschieden. Die *Gl. linguales* erhalten sich am Rücken der Zunge mehr oder minder in die Muskulatur eingesenkt, bei bedeutenden Modificationen des ganzen Organs von diesem beeinflusst. Es sind meist Schleimdrüsen, während am Grunde der Zunge die seröse Art vorherrscht (Oppel). Sie sind auch auf den freien Seitenrand fortgesetzt und treten von da auf die Schleimhaut des Bodens der Mundhöhle über. Hier ergeben sich an einem Theile der Drüsen wichtige Veränderungen, indem etwas größere sich umbilden, jede mit discreter Mündung. Solche Drüsen stellen *Gl. sublinguales* vor. Sie können in ihrem ursprünglich isolirten Verhalten beharren oder sich zum Theile oder auch vollständig mit ihren Ausführgängen zu einem gemeinsamen Ausführwege vereinigen, welcher dann als *Ductus sublingualis* (D. Bartholinianus) vor der Zunge seine Mündung hat (Caruncula sublingualis). Während die Lage der Gesammtdrüse gleich bleibt, besteht im Verhalten der Ausführgänge eine mannigfache Verschiedenheit. Ein zweiter Drüsencomplex bildet die *Gl. submaxillaris*, von einer verschiedenen Zahl größerer Läppchen gebildet, die ihre Lage unterhalb des Unterkiefers empfangen und den sich daraus sammelnden Ausführgang (*D. submaxillaris* [D. Whartonianus]) zum Boden der Mundhöhle emporsenden, wo er, mit der Gl. sublingualis verlaufend, zur genannten Caruncula zieht, mit dem Ductus sublingualis mündend. Die aus der Entfernung aus der Mundhöhle entspringende freiere Lage giebt dieser Drüse eine bedeutendere Variation in den einzelnen Abtheilungen.

Gl. palatinae bestehen allgemein, in mehr vereinzelte Drüsen am weichen Gaumen fortgesetzt.

Als neu kommt bei den Säugethieren die Entfaltung der *Gl. labiales* zur Bedeutung, welche mit der Bildung der Wangenhöhle und ihrer Muskulatur (vergl. Bd. I, S. 636) in der Auskleidung derselben liegen und, so weit sie noch am Oberkiefer bestehen, die primitive Lage behielten. Zuweilen ist eine den Molarzähnen entsprechende Gruppe in ziemlicher Entfaltung, G. molares (Bd. I, Fig. 399 *glm*). Die an die Wange gelangten *Gl. buccales* wechseln nach der Ausbildung dieses Theiles, zu den den Lippen eingebetteten Drüsen fortgesetzt.

Dem dem neugebildeten Theile der Mundhöhle von Gl. labiales entstammenden Drüsenapparat kommt noch eine neue Bildung zu, die bedeutendste aller Drüsen der Mundhöhle, welche, aus einfacher Anlage hervorgegangen, zur Ohrspeicheldrüse (*Gl. parotis*) wird. Wie die anderen größeren Drüsen wächst die Anlage durch Sprossung (Fig. 82 *p*) und gelangt nach außen unter das Integument, über die Kaumuskulatur bis zum äußeren Ohre sich entfaltend, wo sie unterhalb desselben hinter dem Unterkiefer in verschiedener Ausdehnung, in Läppchen gesondert, ihre definitive Lage gewinnt. Sie ist die bedeutendste der serösen Drüsen, deren Secret an der Constitution der Mundhöhlenflüssigkeit wichtigsten Antheil hat, eine echte *Speicheldrüse*. Ihr Ausführgang, *Ductus parotideus* (D. Stenonianus) wächst mit der Verlagerung des Organs, in welchem er seine Vertheilung hat. Die Ausbildung der Drüse unter der Einwirkung der Function steht mit der Lage hinter der Mandibel in Connex, indem bei jeder Kieferaction eine Druckwirkung auf die Drüse stattfindet. Ihr Umfang ist in den einzelnen Abtheilungen sehr verschieden. Zuweilen wird sie von der Submaxillaris übertroffen.

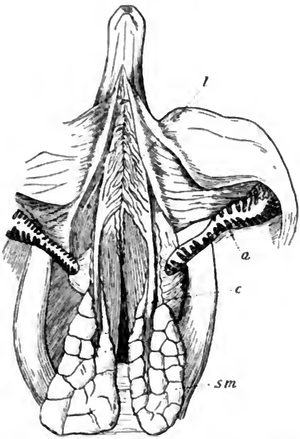
Fig. 82.



Schafembryo mit der Parotisanlage *p*. (Nach J. MÜLLER.)

Bei der Entstehung der Parotis kommen die Veränderungen in Betracht, welche bei den Säugethieren am Kieferbogen erfolgt sind (§ 122). Den *Monotremen* kommt die Drüse erst im Beginne zu, und auch andere Drüsen der Mundhöhle ergeben abweichende Befunde. So ist eine als *Submaxillaris* gedeutete Drüse bei Echidna bis gegen die Brustregion herab entfaltet, aus einer Anzahl größerer Lappen zusammengesetzt (Fig. 83). Der daraus hervorkommende Ausführgang löst sich allmählich in eine größere Anzahl kleinerer Canäle auf, welche am Boden der Mundhöhle zahlreich sich öffnen. Damit können wir die Sache nicht für erledigt halten. *Da wir die Mündestellen der Drüsen für deren erste Bildungsstätte erachten müssen*, entsprechen die noch nicht vereinten Ausführgänge einer großen Drüsenzahl, und der zum Drüsenkörper ziehende einheitliche Gang scheint aus einer Concrescenz der primären Ausführwege entstanden, während in seiner Theilung wie vielleicht auch in den Lappen ein Rest der primitiven Trennung besteht. Ob das ontogenetisch sicher zu stellen ist, bleibt dahingestellt. Jedenfalls ist das Gesammtverhalten dieser Drüse von jenen der echten Mammalia bedeutend verschieden, und ich möchte sogar die Meinung aussprechen, dass sie gar nicht der Submaxillaris entspricht, sondern vielmehr auch das Äquivalent einer Sublingualis umfassend, eine für Echidna besondere Bildung vorstellt, welche mit anderen der Monotremen nicht auf die höheren Säugethiere

Fig. 83.

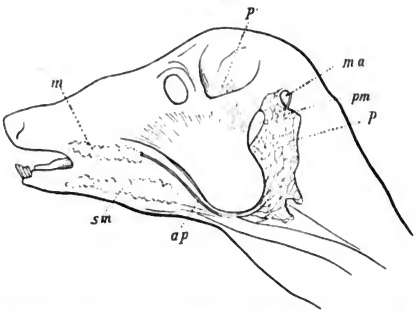


Speicheldrüsen von **Echidna**. *a* Zungenskelet. *l* Ausführgänge der Einzeldrüsen. *c* gemeinsamer Ausführgang. *sm* die sogenannte Gl. submaxillaris. (Nach OWEN.)

vererbt ist. Den *Walthieren* fehlen die Mundhöhlendrüsen; ob sie verloren gingen oder schon den Vorfahren nicht zukamen, ist unermittelt. Deutlich spricht sich ein causaler Zusammenhang mit der Nahrung aus, indem die Carnivoren eine mindere Entfaltung jener Drüsen als die pflanzenfressenden Säugethiere darbieten.

Sehr reducirt ist die *Parotis* bei den Phokern, auch bei den carnivoren Beutlern, und bei den monodelphen Carnivoren besitzt sie ebenfalls nur mäßigen Umfang. Dagegen gewinnt die Parotis bei den phytophagen Beutlern eine bedeutende Größe (Hal maturus Hypsiprymnus), ist auch bei Nagern sehr voluminös (am meisten bei Castor) und bei Hyrax ansehnlich. Bei den Ungulaten ist sie dem Unterkiefer angepasst und längs dessen hohem Hinterrande gelagert. Bei manchen Schweinen (Babyrussa, Phacochoerus) sind die Parotiden bis gegen die Schulter erstreckt (OWEN). Der *Ductus parotideus* der Ungulaten nimmt seinen Weg nicht über den Masseter, sondern verläuft am Unterrande desselben erst weiter vorn über den Unterkiefer (Fig. 84) in Anpassung an die Bewegungen des letzteren beim Mahlgeschäft. *Gl. molares* sind am meisten bei Ungulaten entfaltet und können in gemeinsamer Masse erscheinen. Auch den Sirenen kommen ansehnliche Parotiden zu, welche die einzigen Drüsen der Mundhöhle vorstellen.

Fig. 84.



Speicheldrüsen des **Kalbes**. *p, p'* Parotis. *pm* Gelenkfortsatz des Unterkiefers. *ma* Meatus auditorius. *ap* Ductus parotideus. *sm* Submaxillaris. *m* Maxillaris.

Die *Sublingualdrüsen* scheinen mit obigen Ausnahmen allgemeine Verbreitung zu besitzen. Die

Submaxillardrüse bildet manche Besonderheiten aus bei den Edentaten, wo ihr Ausführgang beim Austritte aus der Drüse eine muskulöse Erweiterung besitzt. Diese ist bei Dasypus zu einer Blase gestaltet, in welche mehrere (3) aus der Drüse kommende Gänge einspringend münden. Durch diese Vorrichtung wird der Inhalt der Blase beim Entleeren vor dem Zurückstauen bewahrt. Bei Myrmecophaga sind die beiderseitigen Drüsen am Halse zu einer gemeinsamen Masse vereinigt, aus welcher jederseits drei Ausführgänge sich erweitert beginnend vereinigen.

Hinsichtlich der Literatur verweise ich auf die zahlreichen Monographien über Säugethiere.

Vom Darmcanal der Cranioten.

Allgemeine und erste Zustände.

§ 290.

Vom Ende der Kopfdarmhöhle setzt sich als ein bis zu seinem Ende geschlossenes Rohr der Darmcanal fort, in welchem die die aufgenommene Nahrung weiterhin verändernden und sie auch chemisch zerlegenden Processe sich abspielen. Durch die Wandung des Darmrohres erfolgt die Aufnahme der zur Ernährung des Organismus dienenden Substanzen.

Das die erste Anlage der Wand des Darmrohres bildende *Entoderm* bleibt nicht nur als Auskleidung des Canals als Darmepithel fortbestehen, sondern lässt auch mancherlei Organe, größtentheils *Drüsen*, entstehen, deren Secrete bei dem Veränderungsprocesse der Nahrung in der *Verdauung* wichtig sind.

Indem das entodermale Darmrohr sich durch die Länge des Rumpfes erstreckt, erhält es von der Cölomwand her eine Überkleidung (Splanchnopleura) zunächst durch eine Epithellage, welche eine allmähliche Complication der Darmwand entstehen lässt.

Diesen Complicationen begegnen wir noch nicht bei den Acrania (*Amphioxus*, Fig. 14). Hier beginnt der Darmcanal vom verengten Ende der respiratorischen Kiemendarmhöhle und verläuft, bald etwas erweitert, nach hinten. Von der erweiterten Stelle geht der Blindsack nach vorn ab und bettet sich hier zumeist an die rechte Seite des Kiemendarmabschnittes des Körpers. Dann setzt sich der Darmcanal, gegen das Ende sich wieder etwas verengend, zum After fort, welcher linkerseits unter einer Falte sich findet.

Eine Sonderung in einzelne Abschnitte ist nicht scharf ausgeprägt, und nur wenn man jenen Blindsack als die Anlage einer Leber betrachten will, würde dessen Verbindungsstelle mit dem Darmrohr eine Grenze abgeben können, zumal an derselben Örtlichkeit mit dem Darm noch ein Bläschen communicirt, welches wie eine Drüse sich darstellt (Rolph). Diesen einfachen Verhältnissen entspricht auch die *Structur der Darmwand*, an der das in Längsfaltungen gelegte Epithel den bedeutendsten Antheil hat: eine einfache Lage sehr hoher, cilientragender Zellen. Diesem schließt sich nach außen, wie es scheint ziemlich lose, eine ausnehmend dünne Bindegewebsschicht an, innerhalb welcher Blutgefäße verlaufen. Plattes

Cölomepithel bildet den äußeren Abschluss. Nur in der Umgebung des Afters ist noch eine Muskelschicht dem Darm zugetheilt und stellt einen Sphincter dar, von dem einige Züge auf das Darmende sich abzweigen. In diesem Verhalten drücken sich zugleich Anschlüsse an manche Wirbellose aus.

Am Darmcanal der Cranioten sind bedeutende Fortschritte in der Sonderung erfolgt. Sie drücken die weite Entfernung aus, in welcher diese Organisation von jener der Acrania sich befindet, und geben auch darin der Vorstellung von zahlreichen nicht mehr vorhandenen Zwischengliedern Raum. In zwei Richtungen findet jetzt die Differenzirung ihren Ausdruck. Erstlich in der *Complication der Wandung* des Darmcanals und zweitens in der Ausbildung verschieden fungirender *Abschnitte* desselben.

Die Darmwand ist nur vorübergehend ausschließlich vom Entoderm vorgestellt. Bleibt dieser auch immer der wichtigste Bestandtheil, denn er lässt die den Darminhalt *chemisch verändernden Drüsen* entstehen, so kommen ihm doch bald neue Theile von der Cölomwand her zu. Diese lässt als Splanchnopleura nicht nur eine meist sehr bedeutende Bindegewebsschicht hervorgehen, sondern auch eine der Darmwand eigene *Muskulatur*, und eine Epithellage bildet als Rest des primitiven Cölomepithels die äußere Überkleidung. Wo sich die Splanchnopleura zur Körperwand erstreckt, verbindet sie den Darmcanal mit dieser, und dies ist allgemein der Fall in der Medianebene, wo dorsal vom Darmrohr, ursprünglich in dessen ganzer Länge, eine solche Duplicatur sich erstreckt, ventral nur am vorderen Abschnitte. Diese den Darmcanal mit der Wand des Rumpfcöloms in Verbindung setzenden Lamellen bilden die *Mesenterien*, in denen auch Gefäße und Nerven zum Darm ihren Weg nehmen. Sie sind schließlich Theile des *Peritoneums* oder der Auskleidung des Rumpfcöloms. Durch die *Muskulatur* wird der Darmcanal zur *mechanischen Einwirkung* auf den Inhalt befähigt und sowohl die Fortbewegung desselben, als auch in gewissen Fällen die weitere Zerkleinerung, immer aber die Vertheilung und Durchmischung mit dem Drüsensecrete besorgt. Das Wimperepithel hat damit an Bedeutung verloren.

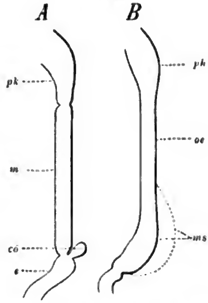
So wird die gesammte Darmwand allmählich von Drüsen durchsetzt, ihre innere, vom Epithel und Bindegewebe dargestellte Lage wird mit der Entfaltung jener Drüsen zu einer *Schleimhaut* ausgebildet. Wir unterscheiden dann in der gesammten Darmwand die auskleidende Schleimhaut (*Mucosa*), umgeben von der Muskelhaut (*Muscularis*), welcher sich die Peritonealbekleidung als *Serosa* anschließt. Durch die Ausbildung *großer Drüsen* wird der ihre Mündungen entbehrende Abschnitt des Darmcanals in seinen Leistungen unterschieden, auch in seinem morphologischen Befunde differenzirt, und so kann an diese Drüsen auch die Sonderung des Darmcanals in einzelne, morphologisch und physiologisch verschiedene Strecken angeknüpft werden.

Die an ihrem Beginne durch jene Mündungen der großen Drüsen (Leber, Pancreas) ausgezeichnete Strecke des Darmcanals *ist schon ursprünglich die bedeutendste* und wird als *Mitteldarm* unterschieden, da ihr ein anderer, der *Vorderdarm*, vorangeht und noch ein Abschnitt als *Enddarm* die Fortsetzung zum After

bildet. Eine Falte oder eine Einschnürung pflegt die Trennung der Abschnitte anzugeben. Indem auch das physiologische Hauptgewicht auf dem Mitteldarm liegt, da auf dem Wege durch diesen das Secret jener Drüsen auf die Ingesta zu wirken kommt, wird dem Vorderdarm nur die Bedeutung eines Zuleitungsrohres, sowie dem Enddarm die Function der Fortschaffung unverdauter Reste zu Theil.

Von jedem der drei Abschnitte des Darmcanals gehen Differenzirungen aus, welche zu Umgestaltungen des ganzen Abschnittes führen. Jeder besitzt seine besondere Structur der Wandungen, die schon bei den Cyclostomen vorhanden sind. Theils sind es Änderungen des Kalibers, wodurch weitere Strecken von engeren sich absetzen, theils Modificationen der Structur der Wand, durch Ausbildung der Muscularis oder der Schleimhaut hervorgerufen. Aber am primitiven Vorderdarm kommen schon sehr früh Sonderungen zum Vorschein, welche zugleich auch im Längerwerden bestehen, und so wird, wenn auch erst bei Gnathostomen, vollkommen klar der letzte Abschnitt des Kopfdarmes zu dem die Ingesta länger bewahrenden *Magen*, während der vorhergehende nur ein Zuleiterohr, den *Schlund* oder Ösophagus vorstellt, der aus dem Reste des *Kopfdarmes* entspringt (vergl. Fig. 85 *B*). Durch einseitige Entfaltung der Wand werden Ausbuchtungen des Lumens und in weiterer Fortsetzung Anhangsgebilde von mancherlei Art hervorgerufen. Damit theilen sich die Verrichtungen des Darmrohres verschieden gebauten Strecken zu und erlangen dadurch eine höhere Ausbildung.

Fig. 85.



Schema des Darmcanals der Cranioten. *pk* primitiver Kopfdarm. *ph* Pharynx. *m* Mitteldarm. *e* Enddarm. *cö* Cöcum. *oe* Ösophagus. *ms* Magen.

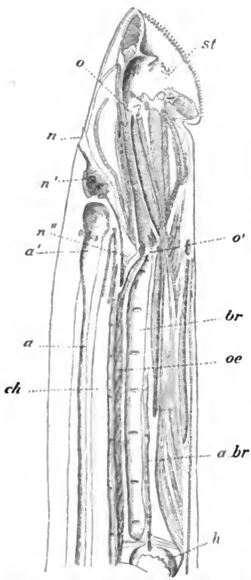
Vom Vorderdarm.

§ 291.

Aus dem respiratorischen Raume setzt sich bei den Cyclostomen im einfachsten Verhalten, wie es von Ammocoetes bekannt ist, der Vorderdarm in geradem Verlaufe zum Mitteldarm fort, von dem er durch größere Enge sich unterscheidet. Von diesem ersten Zustande gehen zwei Differenzirungen aus, an welchen der Kiemendarm in verschiedener Art sich betheiligt. Bei *Petromyzonten* trennt sich der Kiemendarm (Fig. 86 *br*) vom Vorderdarm (*oe*), indem er vor seinem Ende zu einem selbständigen Raume wird, welcher seine Verbindung mit dem Darm immer weiter nach vorn verlegt, während über ihm eine immer länger werdende Strecke des schlanken Vorderdarmes hinzieht, dann

kommt die Vereinigung beider, und ihre Communication führt durch einen einheitlichen Abschnitt zur Mündung. Da dieser vom Mundrohre kommende Canal bei Ammocoetes nur durch eine kurze, in den Kiemendarm führende Strecke vertreten ist, so liegt von ihm bei Petromyzon eine Ausbildung vor, welche mit manchen anderen Sonderungen in der Kopfregion in causalem Zusammenhange steht. Während bei Petromyzon die inneren Kiemengänge sich vom Darme trennten, bleiben sie bei *Myxinoiden* in ihren Beziehungen zum Darm erhalten, aber im Darme selbst vollzieht sich eine Veränderung, indem die vor dem Kiemendarm befindliche Strecke bedeutend länger wird. Dadurch tritt der Kiemendarm viel weiter nach hinten, welche Verschiebung von einem langen schlauchförmigen, von der Mundhöhle aus entstandenen Organ, der sogenannten »*Zunge*«, abhängig ist (Fig. 21). Der dadurch enger gewordene Raum der Leibeshöhle bedingt jene Verschiebung des Kiemendarmes und ruft zugleich die Entstehung einer gewissermaßen neuen Darmstrecke hervor, welche, *vor dem Kiemendarm* befindlich, *nicht* als »Speiseröhre« gelten kann. Dagegen kann bei Petromyzon die dorsal vom Kiemendarm gelagerte Vorderdarmstrecke jenen Namen führen (Fig. 86 *oe*).

Fig. 86.



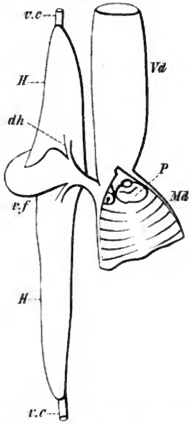
Längsdurchschnitt durch den vorderen Körpertheil von **Petromyzon fluviatilis.** *st* Vorraum des Mundes. *o* Mund. *o'* Eingang zum Kiemendarm *br* und zum Ösophagus *oe*. *a.br* Kiemenarterie. *ch* Chorda dorsalis. *n* Nasenöffnung. *n'*, *n''* Nasenhöhle. *a* Rückenmark. *a'* Gehirn. *h* Herz. (Nach A. SCHNEIDER.)

Die *Cyclostomen* bieten somit bedeutende Verschiedenheiten in den *ersten Abschnitten des Darmcanals* und sind dadurch, wie unter einander, so auch von den *Gnathostomen* different. Gemeinsam ist nur, dass ein Vorderdarm vom Munde resp. dem Vorraum desselben abgeht und sich schließlich an die durch die Einmündung der Leber ausgezeichnete Mitteldarmstrecke anschließt.

Unter den Gnathostomen ergiebt sich die *Sonderung des Vorderdarmes* als ein sehr allmählicher Vorgang in der Reihe, indem er zuerst als eine sehr kurze, vom Mitteldarm in der Regel durch eine Schleimhautfalte, dem *Pylorus*, »Klappe«, abgegrenzt erscheint. In verschiedenen Abtheilungen der Fische erhält sich dieser Zustand, so bei *Chimären*, *Dipnoern*, allgemein, auch bei manchen

physostomen Teleostei und Anderen, in seltenen Fällen auch noch bei *Selachiern*, so dass daraus eine große Verbreitung zu ersehen ist. Wir schließen daraus auf eine ursprünglich allgemeine Verbreitung jener Befunde, aus welchen die Sonderung des einheitlichen Vorderdarmes secundär erfolgt ist. Die *Entstehung* des Vorderdarmes *erfolgt vom Kiemendarme her*, dessen letzte Strecke sich ausbildet. Vielleicht ist das Verschwinden der letzten Kiemen der Anfang dazu, und dass eine solche Reduction besteht, ist nachweisbar (s. bei den Kiemen). *Der Vorderdarm als Abkömmling des Kopfdarmes bewahrt das Zeugnis seiner Herkunft in seiner Innervation, welche von einem Gehirnnerven geleistet wird, dem N. vagus, und dieser bleibt erhalten auch an den Producten der Sonderung des Vorderdarmes in functionell differente Abschnitte.*

Fig. 87.



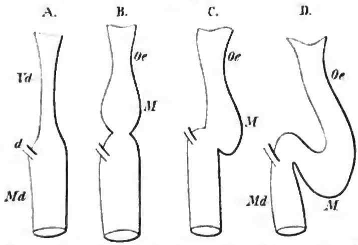
Darmtheile mit der Leber von Protopterus. *Vd* Vorderdarm. *Md* Mitteldarm. *P* Pylorus. *H, H* Leber. *v.f* Gallenblase. *dh* Ductus hepaticus. *v.c* Vena cava. (Nach Hyrtl.)

Die Abgrenzung des Vorderdarmes, wie sie im *Pylorus*, ausgeprägter in der *Pylorusklappe* erscheint, ist wohl von Belang für die an ersterem auftretende Sonderung, indem diese Trennung, sei es auch nur durch eine Falte, ein längeres Verweilen der Ingesta im Ende des Vorderdarmes bewirken kann. Eine geringe Erweiterung dieser Stelle ist bei Dipnoern (Ceratodus) vorhanden. Bedeutender und zugleich mit Verlängerung des gesammten Vorderdarmes sehen wir weiterhin jenen Abschnitt bei der Mehrzahl der Fische ausgebildet. Indem größere Mengen aufgenommener Nahrung wohl die erste Bedingung der Erweiterung des Vorderdarmes sind, werden sie auch zum Abschluss einer Verlängerung desselben, die sich auch in jener Ausdehnung caudalwärts zu geltend macht. *Mit der Ansammlung von Nahrung in dem hinteren Theile des Vorderdarmes* vollzieht sich an diesem eine Sonderung in einen vorderen, zuleitenden Abschnitt, den Ösophagus oder die Speiseröhre, und einen zweiten, weiteren Abschnitt, den *Magen*, in welch letzterem ein Theil der Verdauung sich abspielt. Damit ist die ursprünglich nur dem Mitteldarm zukommende Verrichtung auf einen Theil des Vorderdarmes übergegangen, welcher seiner neuen Aufgabe durch Anpassung seiner Structur an dieselbe entspricht. Der *Magen* bildet dann nicht nur eine geräumige Stätte zum längeren Verweilen, selbst reichlich aufgenommener Nahrung, sondern zeigt auch in seiner Schleimhaut und Muscularis Anpassungen an die neue Verrichtung durch Entfaltung des Drüsenapparates und der Muskulatur. Dass in der specielleren Ausbildung dieser Structuren, wie auch jener

des Gesammtvolums, die Qualität und Menge der Nahrung zur Einwirkung gelangt, ist aus den verschiedenen Befunden ersichtlich.

Wie wir die Sonderung des Vorderdarmes in jene beiden Abschnitte an die Ingesta und ihr Verhalten geknüpft betrachteten, so hängt auch das primitive Verhalten des Magens von äußerlich an ihm wirksamen Bedingungen ab. Für den Magen wird eine bestimmte Lage erworben *durch die Leber*, deren Lage selbst wieder durch die zu ihr verlaufenden oder von ihr kommenden Blutgefäße eine gewisse Fixirung in der Leibeshöhle besitzt. Die Verbindung der Leber mit dem Anfange des Mitteldarmes, in großer Nähe der Vorderdarmendstrecke (vergl. Fig. 87 von einem Dipnoer) macht es begreiflich, wie eine Erweiterung jener Strecke in bestimmter Richtung erfolgen muss. In Fig. 88 *A* ist ein indifferenter Zustand des Vorderdarmes dargestellt, in *B* ist schon die Sonderung in Ösophagus (*Oe*) und Magen (*M*) gegeben, und in *C* beginnt ein Längerwerden des Vorderdarmes am Magen sich zu äußern, dessen Schlinge in *D* zur schließlichen Ausbildung kam. Dabei ist der Anfang des Mitteldarmes in fixirter Lage durch die Verbindung (*d*) mit der Leber angenommen. Wenn wir auch in der letzteren, sowie in dem Einflusse der Ingesta auf Umfang und Stellung des Magens die wichtigsten Bedingungen für jene Änderungen sehen, so kann damit die Einwirkung noch anderer Dinge keineswegs als ausgeschlossen betrachtet werden. Es pflegt bei Entwicklungsprocessen eine große Anzahl von Factoren thätig zu sein, wir haben für unseren Fall nur die wichtigsten herangezogen.

Fig. 88.



Sonderung des Vorderdarmes *Vd* in Ösophagus *Oe* und Magen *M*. *Md* Mitteldarm. *d* Ductus choledochus.

Von diesen Vorgängen ist auch bei höheren Abtheilungen ein Theil während der Ontogenese wahrzunehmen. Die Indifferenz des Vorderdarmes ist unter den Teleostei in verschiedenem Grade außer bei Barbus cobitis bei Atherina Boyeri, Scomberesoces, Gobius melanostomus und Blennius sanguinolentus beobachtet.

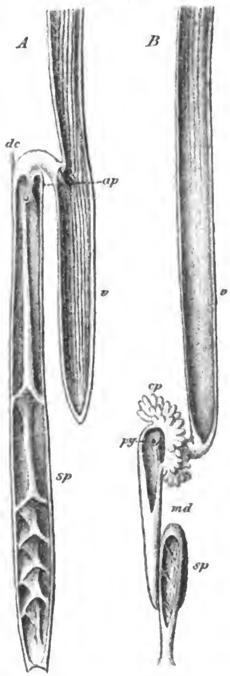
Hinsichtlich feinerer Structuren des Darmsystems s. OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I: Magen. 1896. Bd. II. Schlund und Darm. 1897.

Vorderdarm der Fische.

§ 292.

Allgemein beginnt die Speiseröhre mit einem weiteren als *Pharynx* unterschiedenen Abschnitt hinter den letzten Kiemen und setzt sich bei den *Selachiern*, durch eine Falte von jenen abgegrenzt und gleichfalls noch von bedeutender Weite, zum Magen (Fig. 89 *v*) fort, welcher sich in die Leibeshöhle einbettet. Indem der Magen hier einen mehr oder minder weiten Sack bildet, wendet er sich wieder etwas verengert nach vorn zum Pylorus, wo er in den Mitteldarm übergeht. Der Magen beschreibt somit in seinem Verlaufe eine Schlinge, und dieses leitet sich von der weit vorn liegenden Verbindung des Anfangs des Mitteldarmes mit der Leber ab. Dieser zum Pylorus aufsteigende Abschnitt (*Pylorusrohr*) ist von sehr verschiedener Länge. Im Ganzen ergiebt sich darin ein primitiver Zustand der Sonderung. Äußerlich besteht ein allmählicher Übergang des Ösophagus in den Magen, während an der Schleimhaut Verschiedenheiten sich darstellen, von denen Längsfalten des Ösophagus am meisten ins Auge fallen. Während das Pylorusrohr bei den *Haien* neben dem viel weiteren Magen emportritt, ist es bei den *Rochen* in Anpassung an die größere Breite der Leibeshöhle ein mehr quer gelagertes und geht auch ohne scharfe Abgrenzung aus dem weiteren Theile des Magens hervor.

Fig. 89.



Der ganze Darmcanal von Polypterus *A* und Lepidosteus *B*, zum größten Theil geöffnet dargestellt. *v* Magen. *py* Pylorus. *ap* Anhang des Mitteldarmes. *dc* Ductus der Leber. *cp* Appendices pyloricae. *md* Mitteldarm. *sp* Spiralklappendarm.

Eine vermittelnde Stellung nimmt *Squatina* ein, indem das Pylorusrohr zwar noch einen sehr weiten, aber ziemlich scharf nach vorn umbiegenden Abschnitt vorstellt, so dass dem Magen hier zugleich die Andeutung eines Blindsackes zu Theil wird. Sehr eng ist das Pylorusrohr bei den meisten Haien; von beträchtlicher Kürze bei *Spinax niger*, wo sein Abgang nicht wie sonst vom Grunde des weiten Magenabschnittes, sondern etwas darüber stattfindet, wodurch gleichfalls ein kurzer Blindsack ausgesprochen wird.

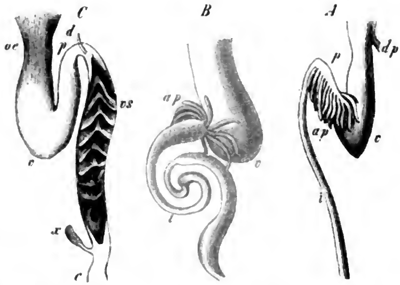
Der Magen der Selachier besitzt einen mannigfach ausgebildeten *Drüsenapparat* in seiner Schleimhaut.

Ziemlich eng schließen sich an die Selachier die *Ganoiden* an, der Magen setzt sich direct in den Ösophagus fort, dessen Längsfalten direct in ihn übergehen. *Polypterus* bietet einen sehr langen Blindsack (Fig. 89 *A*), an dessen Anfang das zum Mitteldarm umbiegende Rohr (Pars pylorica) abgeht.

Im Gegensatz hierzu verhält sich *Lepidosteus* (Fig. 89 *B*), wo der Blindsack gänzlich fehlt, indem am Ende des in der geraden Fortsetznng des Ösophagus befindlichen Magens dessen Umbiegung zum Pylorus (*sp*) statt hat. Die Sonderung vom Ösophagus ist äußerlich gar nicht ansgesprochen und macht sich im Inneren nur durch geringe Faltungen bemerklich (*B v*), während Polypterus vor dem Magenblindsack am Ösophagusende eine leichte Verengerung besitzt. Sie ist in Fig. 89 *A* wahrzunehmen.

Bei den *Stören* bildet der Magen eine Schlinge, deren aufsteigender Schenkel in die Quere sich lagert und wieder etwas nach abwärts gebogen zum Pylorus sich fortsetzt. Ziemlich gleich weit und auch vom Schlunde nicht abgesetzt verhält er sich so bei *Polyodon*, während bei *Acipenser* größere Differenzirung

Fig. 90.



Darmcanal von Fischen. *A* Salmo salvelinus, *B* Trachinus radiatus, *C* Squatina vulgaris. *oe* Ösophagus. *v* Magen. *dp* Ductus pneumaticus. *p* Pylorus. *d* Ductus choledochus. *ap* Appendices pyloricae. *vs* Spiralklappe. *i* Mitteldarm. *c* Enddarm. *x* Cöcum.

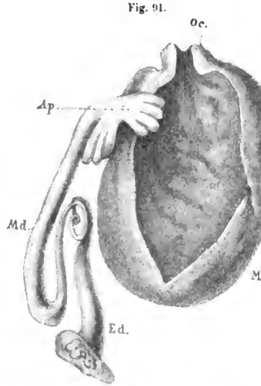
besteht. Der ziemlich lange Ösophagus geht in eine gerade verlaufende, magenartige Erweiterung über, aus der ein langer, schlingenförmig umbiegender Abschnitt sich fortsetzt, der mit einem stark muskulösen Ende znm Pylorus tritt. Dieser letzte Theil stellt einen Muskelmagen vor und ragt trichterförmig in den Anfang des Mitteldarmes.

Die bedentendste Mannigfaltigkeit herrscht gemäß der ebenso bedeutenden Nahrungsdifferenz bei den *Teleostei*. Abgesehen von den Fällen der noch gar nicht vollzogenen Sonderung des Vorderdarmes in Schlund und Magen, ist der erstere wieder in der Regel gar nicht oder nur wenig vom Magen abgesetzt und bildet wie bei Selachiern und Ganoiden einen weiten Canal. So geht der weite Schlund ohne untere Grenze bei Trachinus in den nur wenig ausgebuchteten Magen über (Fig. 90). Der Magen wiederholt im Allgemeinen die bei den Ganoiden

vorhandenen beiden Formen, zeigt aber schon in seinem cardialen Abschnitt viele Verschiedenheiten, die von der Art und der Menge der aufgenommenen Nahrung abhängig sind. Meist setzt sich der letzte Abschnitt des Magens, dem Pylorusrohr des Schlundes entsprechend, nach rechts und nach vorn gekehrt fort, durch größere Enge vom cardialen Theile unterschieden, auch durch eine Klappe vom Mitteldarm abgegrenzt, während der Cardialtheil sich in einen Blindsack verlängert. Diese Form stellt die bei Teleostei verbreitetste vor (z. B. bei Salmoniden, Percoiden, Box, Caranx, Cataphracten u. s. w.). Modificationen entstehen durch Verkürzung des Pylorusrohrs und verschiedene Zustände des Blindsackes. Der Pylorustheil ist zwar meist durch stärkere Muskulatur ausgezeichnet, kann aber auch auf eine kaum bemerkbare Strecke reducirt sein. Noch bedeutendere Differenzen bietet der Blindsack des Magens. Bei manchen kommt es gar nicht zur Ausbildung eines solchen (Pleuronectiden, Cyclopterus u. A.), oder er besteht nur in mäßiger Entfaltung. Bei bedeutenderer Ausdehnung und wenig entwickeltem Pylorustheile empfängt der Magen eine Sackform, wobei Cardia und Pylorus in benachbarter Lage sich finden. Bei solchem Umfange ergiebt sich fast immer eine schärfere Sonderung vom relativ engeren Schlunde.

Der äußerlich allmähliche Übergang des Schlundes in den Magen ist innerlich von Modificationen der Schleimhaut begleitet, wenn auch die Längsfalten des Schlundes oft in den Magen sich fortsetzen. Derbe, nach hinten gerichtete Papillen besetzen den Anfang des Schlundes bei Stromateus (MECKEL). Ein längerer, sogar gewundener Schlund besteht bei Lutodeira (STANNIUS). Von der Magenerweiterung deutlich abgesetzt ist er bei Argyropelicus hemigymnus, in etwas anderer Art bei Mormyrus.

Fig. 91.



Darmcanal von Hemitripterus acadianus. *Oe* Ösophagus. *M* Magen. *Ap* Appendices pyloricae. *Md* Mitteldarm. *Ed* Enddarm.

Die Ausbildung des *Pylorustheiles* führt in manchen Fällen zu einem besonderen Abschnitt, z. B. bei *Mugil*, wo die Entfaltung der Muskulatur eine Art von Muskelmagen entstehen lässt, der jedoch ein sehr enges Lumen besitzt. Ein solcher Muskelmagen besteht auch bei Heterotis und bei Meletta thryssa (HYRTL), am meisten bei Phagrus (MARCUSEN) und bei Mormyren. Sehr lang ist das dickwandige Pylorusrohr bei Box. Am *Blindsack* macht sich bald eine gedrungene, bald eine schlankere Form bemerklich. Beide können Verdickungen der Wände bieten; die schlanke Blindsackform herrscht bei den Clupeiden, wo das Ende des Blindsackes in den Luftgang der Schwimmblase sich fortsetzt. Sehr lang und dünn verlaufend ist der Blindsack bei Trichiurus und Sphyraena. Im Gegensatze hierzu begegnen wir bei vielen

Teleostei Erweiterungen des Blindsackes in Anpassung an voluminösere Nahrung. Ansehnlich ist diese z. B. bei Brama Raji und Lophius piscatorius. Zu welch großem Umfange sie sich ausbilden kann, lehrt das Beispiel von Hemitripterus acadianus, bei welchem der dünnwandige Magensack (Fig. 91) den bei Weitem größten Theil der Leibeshöhle einnimmt. Diese Vergrößerung scheint ihre Entstehung der Aufnahme von Luft in den Magen zu verdanken. — Der, wie auch die Schleimhaut verändert ist, die Magenschleimhaut auszeichnende Drüsenapparat setzt sich nicht immer in den gesammten Blindsack fort und ist nicht selten nur auf einzelne Regionen beschränkt, die als dickwandige Strecken gegen den vorderen dünnwandigen ins Auge fallen.

Die Entstehung des Vorderdarmes aus dem Kopfdarm spricht sich auch in der Structur der Wandung des ersteren aus. *Allgemein ist die quergestreifte* Muskulatur *von dorther* auf den *Vorderdarm fortgesetzt, besteht am Ösophagus und mehr oder minder weit am Magen,* wenn auch nur in einzelnen Strecken. Allmählich wird sie durch glatte Elemente ersetzt mit vielen hier zu übergehenden Einzelheiten, für welche allgemeine Gesichtspunkte noch nicht gewonnen sind. Am Pylorustheil scheint die Umgestaltung zum Abschluss gelangt. Eine Ordnung der Muskulatur in durch den Verlauf verschiedene Schichten scheint ein häufiges Vorkommnis darzubieten.

Drüsen des Ösophagus sind bei Selachiern vermisst worden, kommen dagegen allen *Ganoiden* zu, bei manchen zum Theil in der als Anfangszustand anzusehenden Cryptenform, z. B. bei Acipenser.

Für die Function des *Magens* ist die Ausbildung von Drüsen aus dem Epithel der Schleimhaut von größtem Belang. Den *Dipnoern* scheinen sie noch zu fehlen, wenn auch an der letzten Strecke des Vorderdarmes von einer Epithelverdickung die Rede ist. Auch bei den *Cyprinoiden* ist das Fehlen von Drüsen constatirt, so dass ihre Entfaltung an die Sonderung des Magens geknüpft erscheint, *mit dem sie erst ihre Bedeutung gewinnen.* Ihre Vorläufer scheinen Faltenbildungen zu sein, welche sich mit ihnen combiniren können. Erhebungen der Schleimhaut und dazwischen sich einsenkende Vertiefungen der Oberfläche lassen schon bei *Selachiern* dichtgedrängt stehende Drüsenschläuche hervorgehen, welche den Magen fortan auszeichnen und sogar in mehrfacher Art erscheinen. Bei *Teleostei* können sie sich manchmal auf einer sehr niederen Stufe erhalten, während wie bei Selachiern auch bei *Ganoiden* eine vollkommenere Sonderung erreicht ist. Bei Amia bestehen sogar zweierlei Formen, die von Bedeutung werden. Die eine bietet cylindrisches Epithel als Auskleidung der einfachen oder gegabelten Schläuche. Diese stellen die *Pylorusdrüsen* vor, während die vorderen, über den größten Theil der Magenschleimhaut verbreitet, durch viel größere, den Schlauch auskleidende Elemente ausgezeichnet sind: *Cardialdrüsen.* Zu ermitteln bleibt die Verbreitung dieser beiden Arten im Bereiche der Fische, da sie wohl schwerlich auf Amia beschränkt sein werden. Auch die Störe besitzen diese Sonderung, in welcher sich die Ganoiden über viele Knochenfische erheben. Von niederen Zuständen her erhält sich auch die *Cilienbekleidung* am Epithel des Magens, wie es bei Amia, aber auch bei manchen Teleostei (z. B.

Esox, Perca) besteht; bei letzteren jedoch nicht ganz so gleichmäßig mehr, wie es noch deren Ösophagus darbietet.

Das Fehlen eines Magens bei manchen Fischen (s. oben) ist nicht, wie man zuweilen liest, eine Rückbildung, vielmehr beruht sie auf einem *Mangel* der Ausbildung, die wir doch nicht, wenn auch das Ergebnis das gleiche scheint, mit ersterem confundiren wollen. Der den Magen entstehen lassende Abschnitt des Vorderdarmes ist immer vorhanden. Wenn ihn dann die Drüsenentwicklung auszeichnet, so ist die Erweiterung des Magenabschnittes doch nicht ohne Betheiligung auch der Schleimhaut, und das der Schleimhaut zugelegte Maß der Bedeutung wächst mit der Zunahme, so wie wir die Weite des Magens doch nicht als einen so gleichgültigen Zustand ansehen können, wie es zuweilen geschieht.

G. Cattaneo, Istologia e sviluppo del tubo digerente dei Pesci. Milano 1886. L. Edinger, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XIII S. 651. N. Trinkler, ebenda Bd. XXIV S. 174. Über Amia: Grant S. Hopkins. Proceedings of the American Soc. of Microscopists 1890.

Vorderdarm der Amphibien und Sauropsiden.

§ 293.

In der enger begrenzten Abtheilung der Amphibien ist allgemein der Vorderdarm ein beträchtlich langer Abschnitt, vom Mitteldarm durch den Pylorus abgegrenzt. Er bewahrt bei den *Urodelen* den geraden Verlauf des Magens, unter den Perennibranchiaten bei Proteus nur durch eine leichte Erweiterung unterschieden, bei *Siren* verlängert und durch den letzten etwas engeren Theil des Ösophagus von diesem abgesetzt. Sonst pflegt ein allmählicher Übergang des an seinem Beginne sehr weiten Ösophagus in den Magen die Regel zu sein. Der letztere ist durch eine bedeutende Erweiterung bei anderen Urodelen charakterisirt (Menopoma, Menobranchus) und biegt mit seinem engeren Endtheile etwas nach vorn zum Pylorus um, auch bei Salamandrinen. Im Ganzen weichen hiervon wenig die *Gymnophionen* ab, deren langer, gerade verlaufender Magen mit seinem engeren Pylorustheil in eine Schlinge übergeht.

Fig. 92.



Darmcanal von Menobranchus lateralis. *p* Anfang des Vorderdarmes. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Etwas bedeutendere Sonderung besteht bei *Anuren*, deren weiter Schlund etwas verengt in den Magen übergeht, welcher nach der rechten Seite gekehrt eine mehr *quere Lage*, die (besonders bei Kröten) eine Anpassung an die Form der Leibeshöhle empfängt.

Die *Schleimhaut* des Schlundes bietet zum Theil allgemein Längsfaltungen dar, welche bis in den Magen sich fortsetzen. Das Wimperepithel der Mundhöhle ist gleichfalls in den Anfangstheil des Magens verfolgbar. Einem Theile der Amphibien fehlen dem Ösophagus Drüsen, einem anderen Theile kommen sie zu (Oppel l. c.), ohne

dass die einzelnen Abtheilungen dabei maßgebend wären. Dagegen ist der Magen allgemein durch Drüsen charakterisirt, welche die schon bei Fischen vorhandene räumliche Vertheilung darbieten.

In vielen Beziehungen bietet der Vorderdarm bei den **Reptilien** Anschlüsse an die Amphibien, der Ösophagus geht meist ohne scharfe Abgrenzung in den weiteren Magen über, der noch gerade verläuft oder nur mit seinem Pylorustheil sich etwas nach vorn zu umbiegt (*Eidechsen*). Zuweilen ist am Magen eine nach links gerichtete Ausbuchtung bemerkbar. In der bedeutenderen Länge des Ösophagus der fußlosen Saurier erscheint dieselbe Anpassung an die gestreckte Körperform wie bei den *Schlangen*, bei welchen er bedeutender Erweiterung fähig ist. Er geht allmählich in den durch stärkere Muskelwand ausgezeichneten Magen über, dessen Pylorustheil meistens gerade in den Mitteldarm übergeht. Eine ringförmige Klappe bezeichnet die Grenze, viel weiter ist diese Klappe bei *Lacertiliern* ausgebildet, indem sie bedeutend in den Mitteldarm vorspringt (Dugès) und so mehr als Ventilverschluss wirken kann.

An diese im Ganzen niederen Zustände reihen sich die *Schildkröten*, aber in etwas weiterer Sonderung an. Der lange Ösophagus, bei *Chelonia* mit starken nach hinten gerichteten Hornpapillen besetzt, geht in einen bald längeren, bald kürzeren Magen über, der mit seinem schlankeren Pylorustheil in die Quere gelagert ist und vom Ösophagus zuweilen durch eine linksseitige Erweiterung sich deutlich absetzt. Auch durch bedeutendere Dicke der Muskelwand ist er ausgezeichnet.

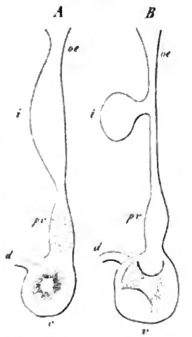
Am weitesten ist die Sonderung von Speiseröhre und Magen bei den *Crocodilen* gediehen, die erstere zieht als enger, starke Längsfalten der Schleimhaut bergender Canal zum weiten sackartigen Magen, aus dem nahe an der Cardia ein kurzer Pylorustheil hervorgeht. Gegen den Pylorus nimmt die Dicke der Muskelhaut zu. Ein Theil der Muskulatur tritt zu einer auf jeder der beiden Flächen des Magens entwickelten *sehnigen Platte*, die einer besonderen Differenzirung der Muscularis entspricht. Eine einseitige Ausbuchtung des Pylorus (Antrum pylori) wird bei den echten Crocodilen getroffen und fehlt den Alligatoren. Eine Doppelfalte grenzt sie vom Mitteldarm ab.

Allgemein erstreckt sich der Vorderdarm weiter als bei den meisten Amphibien in die Leibeshöhle herab, gemäß der von den Lungen genommenen Ausbildung, so dass dem Magen eine andere Stelle zukommt. Auch in der Drüsenentfaltung spricht sich für Crocodile und Schildkröten ein Fortschritt aus. Dem Ösophagus der Lacertilier und Schlangen fehlen sie, sicher in größerer Verbreitung, kommen aber im unteren Theile des Ösophagus bei Crocodilen und Schildkröten vor, seltener bei letzteren in größerer räumlicher Ausdehnung, und die Magendrüsen erhalten sich allgemein in den beiden als Fundus- und Pylorusdrüsen bekannten Zuständen. Es ist leicht begreiflich, dass sie in sehr mannigfachem Verhalten bei den durch Verschiedenheit der Nahrung ausgezeichneten Schildkröten zu finden sind. Für die Muscularis des Ösophagus der Reptilien besteht in der Regel eine *innere Längsschicht* und *äußere Ringschicht*, doch bestehen an der letzteren manche Unregelmäßigkeiten.

Die bei den Reptilien vom Darmcanal erlangte Differenzirung setzt sich bei den Vögeln in einer bestimmten Richtung, besonders charakteristisch am Vorderdarm, fort. Dessen beide Abschnitte, Ösophagus und Magen, bieten neue Einrichtungen und lassen bei aller auf die Verschiedenheit der Nahrung begründeten Mannigfaltigkeit des Einzelbefundes doch die relativ enge Begrenzung der gesammten Abtheilung erkennen.

Die aus dem Pharynx hervorgehende Speiseröhre zeigt in ihrer Längsausdehnung die *Anpassung an den langen Halstheil des Körperstammes* und giebt in dieser Längsentfaltung und durch den bis zur Thoraxapertur uneingeschränkten Verlauf eine Bedingung neuer Sonderungen. Bei einem Theile der Vögel nimmt die Speiseröhre in gleichmäßiger oder nur wenig wechselnder Weite den Weg zum Magen. Ihre Schleimhaut bietet die gewöhnliche Längsfaltung. Die Muskelwand ist wie bei Reptilien in eine äußere Ring- und innere Längsfaserschicht gesondert. Wohl unter dem Einflusse auf diesem langen Wege sich ansammelnder Nahrung ist bei vielen eine Erweiterung entstanden, die entweder spindelförmig oder als einseitige Ausbuchtung sich darstellt. Sie bildet den ersten Zustand eines *Kropfes* (Ingluvies) (Fig. 93 *i*). Die einfachere Spindelform kommt manchen Vögeln zu (Casuarius, manchen Schwimmvögeln), wie einigen Alciden, Carbo, manchen Anatiden (Phoenicopterus, Strigiden und Trochiliden). Mit schärferer Abgrenzung der einseitigen Erweiterung gewinnt der Kropf einen höheren Werth und durch Entfaltung der Drüsen der Schleimhaut eine nicht mehr bloß auf Ansammlung, sondern auch auf Veränderung des Nahrungsmaterials gerichtete Function. So geht aus der Speiseröhre ein neues Organ hervor. Solche Kropfbildung besteht (bei den Accipitres, Papageien und den körnerfressenden Passerinen) mit manchen Übergängen in die einfachere Form. Schärfer abgegrenzt und durch Drüsenreichthum weiter gebildet ist er bei den Hühnern und Tauben, bei welch letzteren er eine doppelte Aussackung der Speiseröhre vorstellt. Die Ausbildung des Kropfes ist also mit granivorer Lebensweise verknüpft. Diese auch wohl als »wahrer Kropf« unterschiedene höhere Sonderung des Organs findet sich meist weiter unten an der Speiseröhre, dicht vor deren Eintritt in den Thorax.

Fig. 93.



Vorderdarm von Vögeln. *A* Buteo, *B* Gallus. *oe* Speiseröhre. *i* Ingluvies. *v* Magen. *pr* Vormagen. *d* Duodenum.

Der Kropf fehlt bei insectivoren Vögeln, auch den meisten Passerinen mit manchen Ausnahmen (Emberiza, Fringilla u. A.), den meisten reiherartigen Vögeln und Schwimmvögeln, auch bei Rhea und Apteryx. Bei Otis tarda besitzen ihn nur die Männchen. In der Regel dient die Furcula dem gefüllten Kropfe als Stütze, doch kommen auch manche Abweichungen von dieser Lage vor.

Über die Drüsen des Ösophagus, wie speciell über jene des Kropfes, liegen

manche Angaben vor, welche eine bedeutende Verschiedenheit erkennen lassen. Im Ganzen erscheint der obere Theil des Ösophagus mit minder ausgebildeten Drüsen ausgestattet als der untere Abschnitt desselben.

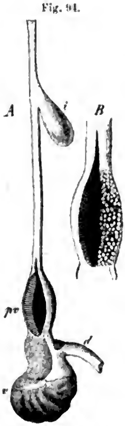
In der Schleimhaut des Kropfes scheinen sie am meisten zu variiren. Bei den *Tauben* fehlen sie im oberen Theile des Ösophagus, und im Kropfe kommen während der Brütezeit Verdickungen der Schleimhaut des Kropfes mit epithelialen Leisten zu Stande, welche ein durch Zerfall des Epithels gebildetes, den Jungen zur Nahrung dienendes Secret von milchartigem Aussehen liefern.

Die Anordnung der *Muskulatur der Speiseröhre* entspricht im Ganzen jener der Reptilien, zuweilen kommt über der äußeren Ringschicht noch Längsmuskulatur vor (z. B. Gallus), welche Befunde noch der Prüfung bedürfen, wie denn dieses Verhältnis nicht aus einzelnen vorübergehenden Befunden festzustellen ist.

C. Hasse in Zeitschr. f. rat. Med. Bd. XXIII. Über die Drüsen des Ösophagus: Postma, Bijdrage tot de Kennis van dem Bouw van den Darmcanal der Vogels, Leyden 1887. Specielles bei Oppel l. c.

Am *Magen* der Vögel hat eine bereits von den Fischen an beginnende Sonderung ihren höchsten Ausdruck erlangt. Indem wir von dort an den Pylorustheil des Magens mit reicherer Muskulatur fanden als den cardialen Abschnitt, und auch bei Amphibien und Reptilien den Pylorustheil in derselben muskulöseren Ausbildung antrafen, so sind darin die ersten Stufen einer Differenzirung zu erkennen, welche bei den Vögeln zwei Abschnitte des Magens hervorgehen lässt. *Beide sondern sich aus einheitlicher Anlage* (Cattaneo).

Fig. 91.



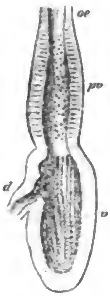
A Vorderdarm von Otis tarda. *i* Ingluvies. *pv* Proventriculus. *v* Ventriculus. *d* Duodenum. *B* Vormagen aufgeschnitten.

Die gesammte Sonderung des Vogelmagens ist als von der Schleimhaut ausgehend zu betrachten. Die Schleimhautbefunde leiten in ihren gröberen Verhältnissen sich von den Zuständen bei Reptilien (Schlangen und Eidechsen) ab (A. Retzius), bei denen der obere Abschnitt des Magens feinere, der untere stärkere Falten bietet. Die letzteren sind zur mechanischen Zerkleinerung der Nahrung geeigneter als die ersteren und bedingen damit eine Sonderung der Function, die mit der Erstarrung des Drüsensecretes ihren höchsten Grad erreicht. Kommt es dann an diesem Abschnitte zu einer die Ausbildung fester Reibeflächen begleitenden intensiveren Thätigkeit der Muskelwand, so kann deren Ausbildung nicht ausbleiben, es entsteht der Muskelmagen, während der erste, nicht in diese Leistung einbezogene Abschnitt als Drüsenmagen übrig bleibt. Dabei kommt aber den in beiden Abschnitten mächtig ausgebildeten Drüsen durch ihr Secret die viel wichtigere Rolle zu, wie solche auch in jenen Abschnitten sich verschieden verhalten mag.

1. Der erste Abschnitt liegt in der Verlängerung der Speiseröhre, welcher er mit Unrecht zuweilen zugerechnet ward, die sich aber durch viel stärkere Wandungen abgrenzt. Seine Schleimhaut enthält einen

mächtigen, den größten Theil der Verdickung bedingenden *Drüsenapparat*, daher er als **Drüsenmagen** (*Vormagen, Echinus, Proventriculus*) unterschieden wird. Das von ihm gelieferte Secret hat bei der Magenverdauung die größte Bedeutung. Die Ausbildung des Drüsenmagens sowohl bezüglich der Weite und Länge, als auch hinsichtlich der Drüsen bietet viele Verschiedenheiten dar. Eine leichte Einschnürung trennt den Drüsenmagen vom zweiten Magenabschnitt oder dem Muskelmagen. Bei manchen Vögeln, z. B. Reihern, ist dieser Abschnitt äußerlich weder vom Ösophagus noch von dem folgenden gesondert, und der gesammte Magen erscheint als ein weiter, ziemlich dünnwandiger Sack, in welchen die Speiseröhre sich allmählich verlängert. Innerlich dagegen lässt die Drüsenschicht auch hier schon die Grenze wahrnehmen. Bei bedeutenderer Ausbildung dieser Schicht gewinnt die Wandung des Vormagens an Stärke, und dieser setzt sich dadurch auch wesentlich vom folgenden ab.

Fig. 95.



Magen von Buceros im Läng-durchschnitt. *oe* Ösophagus. *pr* Proventriculus. *v* Ventriculus. *d* Duodenum.

Von den mannigfaltigen Zuständen dieses Abschnittes heben wir die Verschiedenheiten in der Vertheilung des Drüsenapparates an der Wand des Vormagens heraus: Gleichmäßige Verbreitung (Fig. 95 *pr*) bis an die Übergangszone gegen den Muskelmagen bildet die Regel. Zuweilen ist die Drüsenzone nur auf einen schmalen Streif beschränkt, oder die Drüsen sind aus ihrer ringförmigen Anordnung in eine andere Gruppirung übergegangen. Sie bilden eine, bald mehrere Falten, endlich kann sogar eine *Sonderung der den Drüsenbesatz tragenden Wandstrecke* des Vormagens eintreten, und es entsteht ein sackförmiges Anhangsgebilde am Vormagen, welches die Drüsen birgt und mit einer Art Ausführgang in den Vormagen mündet.

Von der angeführten *Drüsenvertheilung* im Vormagen ergeben sich in den verschiedenen Abtheilungen zahlreiche Beispiele. Die allmähliche Beschränkung auf eine kleinere Fläche ist bei den Pinguinen vorhanden (WATSON), von denen einzelne noch den primitiven Zustand besitzen (Spheniscus minor), indess bei anderen schon ein Rückgang angetreten ist (Eudyptes), vielleicht im Zusammenhange mit der Erweiterung des Vormagens. Zwei Drüsenplatten sind bei Plotus Levaillanti vorhanden, eine bei Chauna, während die Ausstülpung des Drüsenapparates bei Plotus ahinga erfolgt ist. (GARROD. Proceed. Zoolog. Soc. 1876, 1878.) Sie bietet ein neues Beispiel der Differenzirung.

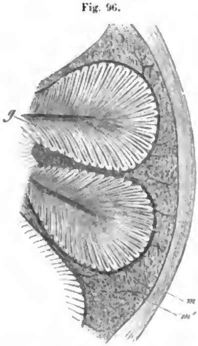
Im Drüsenmagen der **Vögel** giebt sich die auch an anderen Theilen der Darmschleimhaut ausgesprochene Gruppirung von einzelnen Drüsenschläuchen kund. Jeder der dicht bei einander stehenden, mit deutlicher Öffnung ausmündenden Schläuche, wie sie dem bloßen Auge sich kundgeben (Fig. 96), bildet ein *Aggregat von Drüsen*. Ein die Achse des Schlauches durchsetzender gemeinsamer Ausführgang (Fig. 96 *g*) nimmt zahlreiche ihn rings umstehende kleinere Drüsenschläuche auf, und so kommt in deren Gesammtheit eine bedeutende Oberflächenentfaltung zu Stande, welche bei der Wirksamkeit des Drüsenmagens nicht minder als die feineren Structuren in

Betracht zu nehmen ist. Jeder solcher Drüsencomplex ist auf Durchschnitten des Drüsenmagens leicht unterscheidbar.

Vergl. BISCHOFF, Arch. f. Anat. u. Phys. 1838. F. S. LEUCKART, Zoolog. Bruchstücke II 1841. CATTANEO, in Atti della Societa italiana di Scienze naturali. T. XXVII M. CAZIN, Ann. des Sc. nat. Soc. VII. T. IV. Über zahlreiches Detail OPPEL l. c. MOLIN. Denkschr. der K. Acad. zu Wien 1850. LEYDIG, Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.

2) Der aus der Sonderung des Vogelmagens hervorgegangene zweite Abschnitt, der Muskelmagen, besteht in der Regel als ein rundlicher oder länglicher Sack mit muskulösen Wandungen, von welchem rechterseits, nahe an der Einmündung des Drüsenmagens, eine kurze *Pars pylorica* hervorgeht. Der größte Theil dieses Magens stellt somit einen Blindsack vor und ähnelt darin dem Magen der Crocodile, von dem er jedoch bei der bestehenden Sonderung des Drüsenmagens nur einen Theil repräsentirt. Aber wie bei jenen besteht auf seinen beiden Seitenflächen je eine verschieden gestaltete *sehnige Platte*, in welche die Muskulatur übergeht. Diese Form herrscht vorzüglich bei fleischfressenden Vögeln und kann besonders bei ichthyophager Form, unter Verdünnung der Wand, zu einer bedeutenden Ausdehnung gelangen. Durch mächtige Entfaltung der von den Sehnenplatten ausgehenden Muskulatur nach vorn wie nach hinten entstehen zwei die Magenwand bedeutend verdickende, durch rothe Färbung ausgezeichnete Muskelmassen, die eine nach vorn, die andere nach hinten gerichtet, bei höchster Ausbildung sogar mit kantigen Vorsprüngen versehen. Beide lassen ihre Züge nach den Sehnenplatten convergiren, deren eine unmittelbar dem Pylorus, die andere entgegengesetzt, unterhalb der Verbindungsstelle mit dem Drüsenmagen liegt. An diesen Stellen nimmt zugleich die Dicke der Magenwand ab, indem die Muskulatur nach vorn wie nach hinten gerückt ist. Mit der Ausbildung dieser Muskulatur ist auch jene der Sehnenplatten modificirt. Von schmaler Mitte aus strahlen sie nach vorn wie nach hinten über die massive Muskulatur (Fig. 97 *A*), und schließlich ist die der Mitte der Sehnenplatte entsprechende Muskelwand so reducirt, dass sie hier nur von der Sehnenplatte gebildet wird (Fig. 97 *B*). Aus dem in der Figur gebotenen Durchschnitt ist dies zu ersehen, wie ebenda auch die Mächtigkeit der Muskulatur, im Gegensatz zu dem gesammten Binnenraum des Muskelmagens deutlich hervortritt.

Fig. 96.

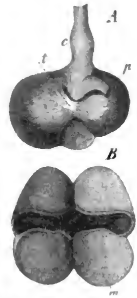


Durchschnitt durch die Wand des Drüsenmagens von Turdus piloris mit zwei Drüsengruppen. *g* gemeinsamer Ausführgang einer Gruppe. *m, m'* Muskelschicht.

Diese Veränderung des Magens zeigt sich in vielen Stufen, alle beherrscht von dem Zustande der aufgenommenen Nahrung. Am bedeutendsten ist die Muskulatur bei Granivoren, aber auch bei manchen anderen, wo eine Zerkleinerung der Ingesta

größere Ansprüche stellt. Von der Muskelwand des Magens ist zwar ein großer Theil in diese Modification einbezogen, ein anderer zeigt sich jedoch minder verändert und tritt sowohl oberhalb der Sehnenplatte vom Drüsenmagen zum Pylorus, als auch unterhalb der Sehnenplatte zwischen den großen Muskelmassen am Grunde hervor.

Fig. 97.



Magen des Schwans. A rechtsseitige Ansicht. c Vormagen. p Pylorus. t Sehnenscheibe. B Derselbe Magen quer durchschnitten, um das Verhalten der beiden Muskelmassen m darzustellen.

Diese in verschiedenen Stufen der Ausbildung auftretende Umgestaltung wird von *Veränderungen der Schleimhaut* begleitet oder vielmehr von denselben beherrscht. Auch das Lumen nimmt Theil daran, insofern es von vorn nach hinten verengt wird. Die Schleimhaut bietet in der einfacheren Magenform mannigfache Faltungen, und das Secret der Drüsenschicht stellt eine leicht ablösbare höckerige Masse vor, meist von gelatinöser Consistenz. Mit der Ausbildung der Muskulatur in der oben angegebenen Richtung wird jenes Drüsensecret zu einer die Falten und anderen Vorsprünge der Schleimhaut überkleidenden *Cuticularbedeckung* von größerer Festigkeit, so dass die Erhebungen bei der Thätigkeit der Muskulatur auf die Futterstoffe eine zerkleinernde Wirkung ausüben. Ein Beispiel solch derber Längsfalten, die gegen den Fundus in kleinere Vorsprünge übergehen, bietet der Magen von Buceros (Fig. 95 *V*). Die Steigerung der Thätigkeit des Magens bei festerer Nahrung führt zur Vereinigung einzelner Falten.

Die Falten bilden aber den primitiven Zustand, der sich aus dem Drüsenmagen in den Muskelmagen fortsetzt und beiden Abschnitten zugekommen sein muss, bevor sie physiologisch und morphologisch different wurden. Bei den Pinguinen ist dieser Zustand auch bei der schon bestehenden Sonderung noch zu beobachten. Die Längsfalten setzen sich continuirlich, wenn auch an der Grenze schwächer auftretend, aus der einen Abtheilung in die andere fort. Aus der Längsfaltung leiten sich die anderen, die Auskleidung des Muskelmagens betreffenden Zustände ab. Eine Quertheilung der Längsfalten lässt die Höckerbildung entstehen. Andere Veränderungen finden sich in größerer Verbreitung. An den der stärkeren Muskulatur entsprechenden Flächen der Wand beginnen die Falten zu verstreichen, indem zugleich die cuticulare Bedeckung sich verstärkt. Der Process geht Hand in Hand mit der Zunahme jener Muskulatur und lässt nach und nach *die Falten verschwinden.* Die diese überziehende Cuticularschicht fließt dabei allmählich in eine continuirliche Platte zusammen von derber, hornartiger Beschaffenheit und von gelblicher oder bräunlicher Färbung. So entstehen zwei Platten, welche einander

Fig. 98.



Magen in der Länge durchschnitten vom Hühnchen (Embryo). Pr Proventriculus. V Ventriculus. P Reibplatte.

gegenüber stehen, und diese entsprechen der beiderseitigen Muskulatur. Die beiderseitigen Platten, welche wir jetzt *Reibplatten* nennen, werden durch die Muskulatur gegen einander in Bewegung gesetzt. Diese Umgestaltung vollzieht sich bald früher während der Ontogenese, bald später und findet sich im Allgemeinen bei Körnerfressern (bei vielen Passeres, den Hühnern, Tauben, Alectoriden, Anatiden, Papageien u. a.). Wie die Reibplatte aus vorher vorhandenen Längsfalten entsteht, zeigt vorstehende Figur vom Hühnchen, bei welchem die Faltenbildung der Fläche noch erhalten ist, während schon die Platten bestehen. Die Verschmelzung resp. Auflösung der Falten und damit die Entstehung der Platte geht jedoch auf der einen Seite von oben, auf der anderen von unten her vor sich (s. Fig. 98).

Der Muskelmagen leistet also hier mit diesen Reibplatten eine dem Anfange des Vogelmagens abgehende Function an der durch das Secret des Drüsenmagens veränderten Nahrung, und diese Zerkleinerung wird wieder von einem Drüsensecret vorgenommen, welches zu einer festen Masse erstarrt ist.

Die Entstehung der singulären Beschaffenheit des Vogelmagens leitet sich aber der Hauptsache nach von dem Verschwinden der äußeren Längsmuskelschicht ab. Indem dadurch die Ringmuskulatur zur Oberfläche gelangt, kommt es am fundusartig erweiterten Ende zu einer radiären Anordnung der Muskelzüge, die sich jederseits zu einer Sehnenplatte vereinigen. Daraus entsteht ein Gegensatz zum vorhergehenden Abschnitte, an welchem die Drüsen sich mächtig ausbilden und ihr Secret dem zweiten Abschnitte zuleiten, dessen Muskelwand zunimmt. Damit sind die beiden Abschnitte morphologisch und functionell gesondert. Die dem Muskelmagen zukommende Function der Zerkleinerung der Nahrung steigert sich durch die Faltenbildung und den derberen Überzug, den die Falten durch das erstarrende Secret der Drüsen erhalten. Unter Verstärkung der Muskulatur bei gesteigerter Action geht der cuticulare Überzug der Falten allmählich in die Reibplatten über, und damit ist der extremste Zustand erreicht.

Vor dem Übergange des Muskelmagens in den Mitteldarm bildet sich bei manchen Vögeln noch ein besonderer, als eine dünnwandige Erweiterung erscheinender Abschnitt, ein *Antrum pylori* aus, wie wir es ähnlich schon bei Crocodilen sahen. Bei manchen Accipitres und vielen anderen ist es angedeutet, ausgesprochener bei Ciconia, Ardea, und am meisten bei Pelicanen, Plotus u. a.

Die beiden Muskelmassen pflegen als *Mm. laterales* bezeichnet zu werden. Zweckmäßiger ist ihre Unterscheidung als vorderer und hinterer. Ihre erste Sonderung geht wohl von einem Überwandern der unter den seitlichen Sehnenplatten gelegenen Muskelfasern nach vorn wie nach hinten aus. Unter der Aponeurose wird die Wirkung der Muskeln aufgehoben, während sie an den davon entfernten Stellen bestehen bleibt und sich steigert durch die Verbindung mit den sehnigen Platten. Der fernere Zuwachs der Muskelmassen ist dann Folge der erhöhten Thätigkeit des Magens. Außer diesen großen Muskelmassen kommt noch ein Paar kleinerer vor, deren einer zwischen Drüsenmagen und Pylorus, der andere am Grunde des Muskelmagens besteht (*Mm. intermedii*). Dem ersteren entspricht an der Innenfläche ein kleines von der Schleimhautcuticula gebildetes Plattenpaar.

Die der Drüsenschicht des Muskelmagens aufgelagerte Cuticularschicht zeigt sehr mannigfache Befunde. Außer Falten bestehen auch Höckerbildungen (Papageien). Feste, reihenweise angeordnete Kegel bilden sie bei Carpophaga latrans (GARROD). Die Genese dieser früher als Epithel angesehenen Schicht entdeckte LEYDIG (Arch. f. Anat. u. Phys. 1854, S. 331). Bei manchen Vögeln erscheint diese Schicht wie aus filzartig verflochtenen Fäden zusammengesetzt, die bis in die Drüsen selbst sich verfolgen lassen, wobei sich jeder Faden als das Secret einer Drüsenzelle ergiebt.

FLOWER, Proceed. of the Zoolog. Soc. 1860. S. 320. Über den Mechanismus des Muskelmagens: GARROD, Proceed. Zoolog. Soc. 1872. CURSCHMANN, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XVI. WIEDERSHEIM, Arch. f. mikr. Anat. Bd. VIII. CAZIN, Compt. rend. Ac. sc. 1885. Ann. sc. nat. 1888. Ser. VII, T. IV.

Vorderdarm der Säugethiere.

§ 294.

Der Vorderdarm der **Säugethiere** bietet die Sonderung in Ösophagus und Magen am vollkommensten ausgeprägt. Der aus dem Pharynx hervorgehende **Ösophagus**, von relativ geringerer Weite als bei den meisten Sauropsiden, bleibt auf der Stufe eines Zuleiterohres und hält sich demgemäß, ungeachtet bedeutenderer Länge, doch in meist gleichmäßigen Dimensionen, wozu einerseits die Kürze der der Halsregion zugetheilten Strecke, andererseits der längere Verlauf in der Brusthöhle die Bedingungen bieten. Wie hier die enge Nachbarschaft anderer Organe (Lungen und Herz) bedeutenderen Erweiterungen Schranken setzt, so ist auch dort dazu kein Spielraum gegeben, und auch bei langhalsigen Säugethieren bleiben die einmal erworbenen Verhältnisse in jener Richtung bewahrt. Nur bezüglich der Weite herrschen einige Verschiedenheiten. Sehr weit ist sie bei den Robben, auch noch bei den eigentlichen Carnivoren.

Fig. 99.



Beginn der Ösophagusschleimhaut bei Meles taxus. vp Velum palatinum. L Larynx. f Falte. oe Ösophagus.

Nach Durchsetzung des Zwerchfells trifft sich meist nur noch eine kurze Strecke innerhalb der Bauchhöhle auf dem Wege zum *Magen*, aber bei manchen Beutelthieren und vielen Nagern ist auch dieser Abschnitt noch von ziemlicher Länge.

Der Beginn der Schleimhaut des Ösophagus ist nicht selten durch eine am Kehlkopf vorüberziehende *Falte* bezeichnet (Fig. 99 *f*), welche wie überhängend sich darstellt, aber keineswegs den ganzen Eingang umfasst.

Auf ihrem Verlaufe durch die Brusthöhle ist die Speiseröhre, wie schon vorher am Halse, der Wirbelsäule angeschlossen, doch hebt sie sich bei Beutelthieren und vielen anderen davon ab, wobei sie von der mediastinalen Pleura umfasst wird. Bezüglich der Structur kommt der *Muskelwand* eine äußere Längsfaserschicht häufig in sehr unregelmäßiger Ausdehnung zu, so dass die innere Schicht mit sich durchkreuzenden Spiralfaserzügen den Hauptantheil hat. Diese geht bei anderen mehr oder minder in eine Ringschicht über, welche gleichfalls Spiraltouren bieten kann. In diesem auch sonst vielerlei Modificationen bietenden Verhalten kommt eine successive

Entstehung des Ösophagus zum Ausdruck, nicht minder auch die kein längeres Verweilen der Ingesta gestattende Function. Darin liegen bedeutsame Differenzen von anderen Darmabschnitten. Bezüglich des Muskelgewebes ist Ornithorhynchus durch *glatte Elemente* ausgezeichnet (OPPEL). Sonst tritt *quergestreifte* allmählich in den Vordergrund. Sie beginnt am Pharynx und nimmt eine sehr geringe Strecke ein (Delphine, Primaten). Weiter reicht sie über das erste Drittel, um sich dann weiter gegen den Magen zu erstrecken, bis zu dessen Cardia (Carnivoren, Nager), zuweilen sogar darüber hinaus.

Die Erwerbung dieser neuen Einrichtung geht somit vom *Pharynx* aus, wie die gesammte Differenzirung des Vorderdarmes, und lehrt, wie auch noch nach dem Vollzug der Differenzirung der Hauptabschnitte Neues von dorther seinen Weg nimmt.

In der Anordnung der Muskulatur besteht ein *Gegensatz zu den Sauropsiden*, für den auch in den oben erwähnten Spiralzügen der Längsschicht keine Vermittelung besteht.

Die *Schleimhaut* trägt, wie schon in niederen Zuständen, verstreichbare Längsfalten. Gegen das Ende bietet sie bei manchen (Didelphys, Feliden) quere Faltenzüge. In der Nähe der Cardia erheben sich von solchen bei Castor stachelförmige, abwärts gerichtete Papillen, durch welche ein Rücktritt der Ingesta verhindert wird.

Wie dieses im Besonderen geschieht, kann nicht Gegenstand unserer Aufgabe sein, wenn wir auch wohl aussprechen dürfen, dass es sich dabei vielleicht weniger um Umwandlung als um Neubildung von Formelementen handelt.

Für die *Drüsen der Schleimhaut* bestehen sehr verschiedene Befunde. Sie sind im Allgemeinen tubulös mit terminalen Verzweigungen und besitzen den Charakter von Schleimdrüsen. Bei manchen werden sie vermisst (Ornithorhynchus, manche Beutler und Nager, auch Chiropteren), während sonst die oberen Abschnitte den Ösophagus auszeichnen (Ungulaten), und sich sogar durch die ganze Länge desselben vertheilen können (manche Carnivoren). Auch dann scheinen sie aber reicher zu bestehen, so dass man auch für die Drüsen den Beginn von oben an setzen möchte, wenn nicht manche Angaben es verböten. Solche lauten jedoch im Ganzen sehr verschieden, und sogar für den Menschen besteht noch keine Übereinstimmung, was hierbei auch die *Variation* in Rechnung zu ziehen veranlassen muss. Diese hat hier um so mehr Spielraum, als das ganze Organ nur durch jenen Weg als Canal große Bedeutung besitzt, nicht aber durch drüsige Structur, welche ja, wie vorbemerkt, auch gänzlich fehlen kann.

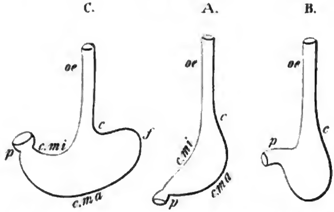
Bezüglich der Gestaltung und Structur s. noch bei RUBELI, Über den Ösophagus des Menschen und verschiedener Säugethiere. Diss. inaug. Bern 1887. Vor Allem aber OPPEL (op. cit.).

Nachdem wir an der Speiseröhre der Säugethiere die Bedingungen zur Sonderung fehlen sahen, kommt letztere am **Magen** um so reicher zum Ausdruck und lässt unter dem Einflusse der in Bezug auf Qualität und Quantität großen Mannigfaltigkeit der Nahrung zahlreiche Verschiedenheiten erkennen. Auch die Art der ersten Bewältigung der Nahrung von Seite des Organs der Mundhöhle kommt hier in Betracht. Diese Verschiedenheiten stellen sich als Modificationen einer *Grundform* dar, welche an niedere Zustände anknüpft. Von solchen unterscheidet sich der Magen der Säugethiere vor Allem durch die schärfere Sonderung der Cardia (*c*). Als meist länglicher Sack (Fig. 100 *A*), der seine größere Weite am cardialen Abschnitt besitzt, erstreckt er sich meist schräg oder quer nach der rechten Seite, wo er sich in die Pylorusportion (*p*) verengert und den Mitteldarm abschließt. Die nach links sehende Ausbuchtung

des Cardialtheiles stellt einen mehr oder minder ausgebildeten Blindsack (*f*) vor, über welchen von der Cardia her die große Curvatur (*c.ma*) zum Pylorus verläuft, indess von der entgegengesetzten Strecke die kleine Curvatur (*c.mi*) einen kürzeren Weg zurücklegt.

Bezüglich des Baues der Wandung ist hervorzuheben, dass die Muskelschicht die Dickenzunahme gegen den Pylorus bewahrt und hinfort mit ihrer vasculären Schicht als Sphincter verstärkt entweder in eine Ringfalte (*Valvula, Pylorus*) sich fortsetzt, oder auf eine größere Strecke verstärkt eine den Magen abschließende engere Partie umgiebt. Eine äußere Längsfaserschicht ist allgemein. Die Schleimhaut bildet gegen den Pylorus mehr oder minder bedeutende Faltungen, die bei der Füllung verstreichen können. Dass die Plattenepithel tragende Ösophagusschleimhaut an der Cardia keineswegs immer endet, sondern sehr häufig in verschiedener Ausdehnung in den Magen noch eine ebendahin sich fortsetzende Strecke bildet, ist ein beachtenswerther Umstand, welcher aber nicht die Annahme begründen kann, dass danach auch der erste Aufbau des Magens zu beurtheilen wäre; denn bei den *Monotremen* besteht der ganze Magen aus mehrfach geschichtetem Plattenepithel, und doch ist wenigstens bei der einen Gattung ein ursprünglich anderer Zustand beobachtet. Auch der Drüsen ermangelt der Monotremenmagen, welcher im Allgemeinen als Blindsack erscheint. So besteht hier eine Einrichtung, welche den Magen mehr als einen Behälter für die in der Mundhöhle bearbeitete Nahrung denn als verdauenden Abschnitt erscheinen lässt. Dann läge hier aber nichts »Primitives« vor, sondern eine den übrigen Säugethieren gegenüber sehr bedeutende *Veränderung, welche aus der Qualität der Nahrung entsprungen ist.* Das Fremdartige in der ganzen Organisation der Monotremen stände mit dem Verhalten ihres Magens nur im Einklange.

Fig. 100.



Formen einfacher Säugethiermagen. *A* indifferentere Form. *B* kurze Form mit terminalem Blindsack. *C* gestreckte Form mit cardialem Blindsack.

Der Besitz von *Drüsen* ist den echten Mammalien für den Magen charakteristisch und zwar in zweierlei Formen, die wir nach der Örtlichkeit ihrer vornehmsten Verbreitung, wie es üblich ward, als Fundusdrüsen und Pylorusdrüsen unterscheiden wollen, wozu noch unbeständige, eigentlich dem Ösophagus angehörige *Cardialdrüsen* kommen. Die verschiedenen Drüsen werden nach ihrer Mächtigkeit wichtig, und *mit ihnen stehen auch Veränderungen der äußeren Gestaltung des Magens im Zusammenhang.* Der Magen bleibt nicht einfach,

sondern er zeigt *in den einzelnen Abtheilungen verschiedene, für diese, wie es scheint, selbständig erworbene, mehr oder minder bedeutende Umgestaltungen*, welche zu einer *Theilung des Magens* in auch functionell differente Abschnitte führen. Man spricht dann von *zusammengesetzten Magen*, für welche wir aber den Ausgang in den oben betrachteten einfachen Formen suchen müssen. Dass darin ein Grundzustand liegt, dafür spricht auch sein Vorkommen in vielen, sonst sehr differenten Abtheilungen. Es ist also kein absoluter Gegensatz zwischen den einfachen und den complicirten Magengebilden zu constatiren, die einen leiten zu den anderen, und in jeder Form hat die Mannigfaltigkeit der Leistungen der verschiedenen Drüsen auch ein besonderes Verhalten hervorgebracht. Aus der bloßen Beachtung des äußeren Verhaltens erscheinende Übereinstimmungen ergeben sich durch die Prüfung des Drüsenapparates nicht selten als auf sehr differenten Grundlagen beruhend, und es wird somit am gesammten Magen der Säugethiere eine große Mannigfaltigkeit seiner einzelnen Leistungen angedeutet. Wie groß auch der Fortschritt ist, den die genauere Kenntnis der Drüsenstructuren gebracht hat (OPPEL), so bleiben damit doch viele Fragen bezüglich der functionellen Werthigkeit jener Structuren noch unerledigt, und die Abhängigkeit der Structuren von der ganzen, bis jetzt nur in wenigen Fällen ermittelten und festgestellten Art der Ernährung bildet ein für das volle Verständnis des Säugethiermagens erforderliches Postulat.

Bei den *Beutelthieren* herrscht im Allgemeinen die einfache Form, in welcher die obengenannten Drüsen sich vertheilen, wobei von den Fundusdrüsen eine der kleinen Curvatur zugetheilte, durch Verstärkung der Schleimhaut mächtigere Bildung als »große Magendrüse« vorkommen kann (Phascolarctus). Den einfacheren Formen stellt sich schon hier eine scheinbar zusammengesetzte gegenüber (Halmaturus), indem der sehr bedeutend gestreckte Magen, von seinem Fundus beginnend, eine Reihe längs der großen Curvatur angeordneter Haustra besitzt, davon nur die kleine Curvatur und die Endstrecke zum Pylorus frei bleibt. Für das Innere ergiebt sich, bei den einzelnen Gattungen nicht ganz gleich, ein bedeutender Theil vom Ösophagus her, mit dessen Epithel überkleidet, während ein anderer, noch eine Strecke der Haustralregion umfassender, eine cardiale Drüse besitzt, und erst am letzten Abschnitt Fundusdrüsen und schließlich Pylorusdrüsen herrschen. In Vergleichung mit den anderen Beutlern sind diese beiden Abschnitte am Magen verdrängt zu Gunsten anderer, sonst nur wenig bedeutender Regionen, die hier zur Beherrschung des bei Weitem größten Theiles des Magens gelangt sind. Die causalen Momente für diese Umwandlung sind in der besonderen Ernährungsweise der Halmaturen zu suchen und zu finden, jedenfalls nicht in einer etwa vom Ösophagus ausgegangenen Entstehung eines neuen Magentheils.

Wie schon bei den Monotremen und den meisten Marsupialiern kommt der einfache Magen auch sicher anderen Säugethieren zu, und die zahlreichen Modificationen befinden sich in der Schleimhaut. Vielen dieser Abtheilungen fehlt es auch nicht an bedeutenderen Umbildungen, deren wir unten in der Kürze gedenken wollen. Sie bestehen bei *Nagern*, *Edentaten*, *Insectivoren* und *Chiropteren*, wenige bei *Carnivoren*, auch bei den Pinnipediern, wo sie in die Länge gestellt

erst mit dem Pylorustheile aufwärts gekrümmt, und sich bei den *Prosimiern* und den *Primaten* mit wenigen Ausnahmen (bei manchen Quadrumanen) finden. Kleinere Verschiedenheiten der allgemeinen Form zeigen sich einmal in der Entfaltung des Pylorustheiles, seiner Längsausdehnung und Krümmung, dann in der Ausbildung des Blindsackes, der bei manchen Carnivoren (Felis, Hyaena) nur schwach, bei manchen Nagern, Insectivoren, Chiropteren und Edentaten dagegen zu bedeutendem Umfange entwickelt ist.

Unter den *Nagern* erhält sich der einfache äußerliche Befund am vollständigsten bei Leporiden, und auch für das Innere ergiebt sich wenig Bemerkenswerthes an der Schleimhaut und ihrer Verbreitung, und ähnlich verhalten sich sciuromorphe und hystricomorphe Nager, während bei myomorphen eine bedeutende Sonderung sich findet. Diese vollzieht sich auch ohne oberflächliche Merkmale, indem das Epithel des Ösophagus sich von diesem über die Cardia in einen oft sehr bedeutenden Blindsack erstreckt, wodurch der Pylorusabschnitt sammt den Fundusdrüsen verdrängt wird, und der letzte Magenabschnitt, an welchem auch die Pylorusdrüsen sich in ihrer ersten Lage erhalten, einen *Drüsenmagen* repräsentirt. Dieser erscheint denn in verschiedenem Maße auch äußerlich vom anderen, auch als *Muskelmagen* geltenden Abschnitt geschieden, an welchem auch epitheliale Verhornungen auftreten können.

Die Cardialdrüsen nehmen dabei verschiedene Stellen ein. Die Veränderlichkeit der Drüsenverbreitung scheint am bedeutendsten bei Myoxus (M. avellanarius) zu walten, indem hier der gesammte Magen von Pylorusdrüsen eingenommen wird und ein die Fundusdrüsen enthaltender Vormagen in der Fortsetzung der Speiseröhre liegt. Auch eine große Drüsenbildung fehlt dem Magen der Nager nicht (Castor), wahrscheinlich in ähnlicher Art entstanden, wie oben von Phascolarctus erwähnt.

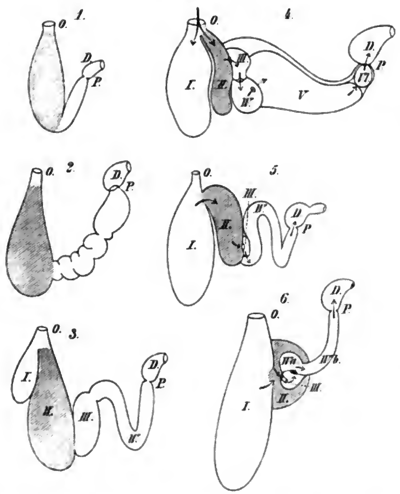
Wie die Abtheilung der *Edentaten* sich aus sehr divergenten Formen zusammensetzt, so wird auch der Magen sowohl äußerlich als auch im Verhalten der Schleimhaut in sehr mannigfachen Befunden getroffen. An den einfacheren Zuständen des Magens besteht bald der Fundus im Besitze der ihm sonst zukommenden Drüsen (Dasypus), bald setzt sich in ihn die Ösophagusschleimhaut fort und hat das Gebiet der Fundusdrüsen verdrängt gegen die Pylorusdrüsen, welche ihre Verbreitung am Pylorustheile behielten (Manis), bald endlich ist die Fundusportion in mächtiger Entfaltung mit einem bedeutend ausgezogenen, die Cardialdrüsen enthaltenden Blindsack, während vom Ösophagus her sowohl gegen jenen Blindsack zu, als auch gegen die Pars pylorica die Schleimhaut des Ösophagus sich erstreckt, so dass hier wieder die Fundusregion gegen den Pylorusabschnitt sammt den ihm zugehörigen Drüsen gedrängt ist (Bradypus). Mit diesen Veränderungen ist auch eine Modification der Muskulatur verbunden, wie denn nicht ausschließlich die Schleimhaut allein für jene maßgebend ist.

An eine Sonderung der Längsmuskulatur ist auch die eigenthümliche Magenbildung mancher *Affen* (Semnopithecus, Nasalis, Colobus) geknüpft. An dem sehr lang gestreckten Magen finde ich die Längszüge vorzüglich an den beiden Curvaturen mächtig, und die dazwischen befindlichen Magenwände bilden zahlreiche parallele Faltungen, die von der kleineren zur größeren Curvatur ziehen. Sie bilden bei eintretender Füllung bedeutende Haustra besonders mächtig aus.

G. L. Duvernoy in Micr. de la Société de l'hist. nat. de Strasbourg 1831, ferner Owen, Transact. Zool. Soc. 1834. 1835. 1861. Proceed. Zool. Soc. 1861.

Die Entstehung neuer *Magenabschnitte* aus dem ursprünglich einfachen Magen entfernt sich in manchen der großen Verzweigungen des Säugethierstammes weiter vom gemeinsamen Ausgange und liefert je nach der Abstammung differente Producte, *welche für die einzelnen Abtheilungen selbständige Erwerbungen sind.* Eine lange Reihe findet sich bei den Cetaceen, deren Anfang mit Recht bei Pinnipediern in Bezug auf den Magen angenommen wird (M. WEBER). Der einfache Magen ist in die Länge gestreckt und in zwei Strecken geknickt, deren eine aus dem Ösophagus hervorgeht, die andere zum Pylorus sich fortsetzt (Fig. 101 *1*. Indem die erstere Fundusdrüsen, die andere Pylorusdrüsen besitzt, wird der Carnivorenanschluss vermittelt. Diese beiden Theile sind bei niederen Cetaceen noch deutlich vorhanden, auch in ähnlicher Stellung

Fig. 101.



Magenschemata. 1. Pinnipedier. 2. Ziphius. 3. hypothetische Zwischenform. 4. Globiocephalus. 5. Phocaena. 6. Lagenorhynchus communis albirostris. *O* Ösophagus. *P* Pylorus. *D* Duodenum. *I, II, III, IV* Abtheilungen des Magens. (Nach M. WEBER.)

zu einander (Ziphoiden), nur ist die Pars pylorica bedeutend gestreckt (Fig. 101 *2*) und bietet Krümmungen, die ihn in Falten zerlegen. Unter Annahme einer vielleicht auch bei Ziphoiden vorhanden gewesenen Zwischenform wird die complicirtere Magenbildung der anderen Cetaceen verständlich (Fig. 101 *3*). Es entsteht ein erster Abschnitt I vom Ösophagus aus an den ursprünglich ersten Abschnitt (II) angeschlossen und von den Drüsen vom verhornenden Epithel des Ösophagus überkleidet, wie wir solches schon in verschiedenen Abtheilungen fanden; er fehlt noch bei Ziphoiden, ist ontogenetisch noch klein bei Delphinen und gewinnt erst später bedeutenden Umfang. Auch der primitive zweite Abschnitt ist gesondert, indem aus ihm zwei Strecken entstanden (III, IV), welche man aus Figur 101 *3* ersehen mag. Die

Communication von I und II findet sich bei Globiocephalus (Fig. 101 *4*) so hoch, dass der Ösophagus in beide Abtheilungen gemeinsam führt, was bei Phocaena (Fig. 101 *5*) nicht mehr der Fall ist. Die III. und IV. Abtheilung bewahren gleiche Structur im Besitz langer schlauchförmiger Drüsen oder auch kürzerer Formen, beide in den zwei Abtheilungen verschieden. Wie sich die zweite Abtheilung dicht an die erste anschließt, so sind auch III und IV der Abtheilung erweitert angelagert, wobei von IV ein längerer, engerer Theil (IV *b*) zum Pylorus zieht. Der dichten Lage entspricht die Enge der Communicationen zwischen II und III, sowie zwischen III und IV, wie man das aus Fig. 102 ersehen mag. So liegen in ihren Grundzügen jene großen Veränderungen, welche bei den Cetaceen erfolgt sind. Sie sind begleitet von kleineren, aber doch nicht bedeutungslosen Umwandlungen, welche auch an der Schleimhaut Platz griffen, auch an der Muscularis, auf deren näheres Eingehen wir hier verzichten, nachdem die Hauptrichtung des Weges, den zuerst M. Weber klar legte, betrachtet ist.

Fig. 102.

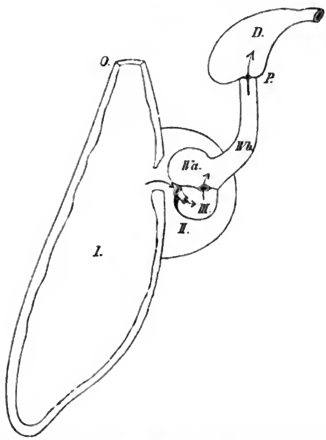


Fig. 6 von voriger Figur in größerer Darstellung, von Lagenocephalus albirostris. (Nach M. Weber.)

Die Vergleichung des einfachsten Magenbefundes mit dem von Pinnipediern soll keine directe phylogenetische Beziehung ausdrücken, sondern nur ein Beispiel bieten von der wahrscheinlichen Beschaffenheit des Magens der uns in jener Beziehung unbekannten Vorfahren der Cetaceen, mit welchen auch die *Sirenen* nichts gemein haben, deren Magen in zwei größere Abtheilungen zerfällt. Dem muskulösen cardialen Theile kommt noch ein kurzer Blindsack zu mit einem eigenen Drüsenapparate, während der größere Theil eine Fundusregion zu repräsentiren scheint. Der Pylorusmagen besitzt an seinem Beginne vom cardialen Theil zwei einander entgegenstehende Blindsäcke, von im Ganzen ähnlicher Structur. Wo hierzu Anschlüsse bestehen, ist unbekannt, und auch hinsichtlich der Magenbildungen der Ungulaten werden wir an die große Zahl nur im Skelet erhaltener, untergegangener Säugethiere denken müssen. Weniger Veränderungen besitzen die *Perissodactylen*, deren Magenform auch äußerlich einfacher ist, mit einem cardialen Blindsacke. In diesen erstreckt sich das Epithel des Ösophagus, auch an die kleine Curvatur, fast über die Hälfte des Magens (Rhinoceros) und hat die Fundus-

Schleimhaut verschieden weit gegen die große Curvatur gedrängt, indess die Pylorusportion die ihr auch sonst zukommenden Drüsen behält. Eine durch ihre Drüsen als cardiale Zone zu bezeichnende Strecke befindet sich zwischen dem ösophagealen Gebiete und jenem des Fundus und des Pylorus (Equus, Tapirus). Ähnliche Zustände sind uns schon (bei Nagern) bekannt geworden. Sie kommen auch wieder bei manchen *Artiodactylen* (Schweinen) vor, bei denen die Cardialdrüsen den Fundus einnehmen und die Fundusdrüsen wieder der großen Curvatur benachbart sind. Ein kleiner Blindsack besteht am Fundus, und bei Dicotyles sind zwei weite, abwärts gebogene Blindsäcke ausgebildet.

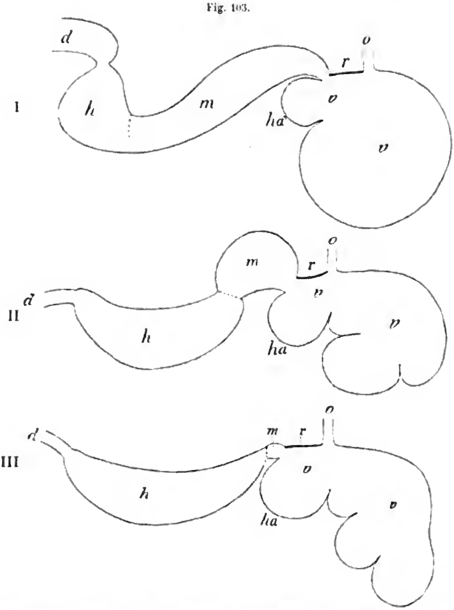
Die an der Schleimhaut des Magens ausgesprochene Scheidung, welche einen nicht geringen Theil desselben einer Drüseneinwirkung entfremdet, kommt auch äußerlich an der Muskulatur zum Vorschein und drückt sich mehr oder weniger auch in der Gestaltung des Magens aus. Unter den Artiodactylen sind am mindesten die Schweine davon betroffen, viel mehr alle Übrigen. Das zeigt sich schon bei mehr isolirt stehenden Formen, indem die den *Wiederkäuern* zukommenden Abschnitte nicht bloß äußerlich, sondern auch durch ihre Structur in der Hauptsache unterscheidbar sind (Hippopotamus).

Wir lassen sie hier in den ihnen gewordenen Benennungen folgen, um das specielle Verhalten daran zu schließen. Vom Ösophagus aus ist der erste, meist bedeutenden Umfang erreichende Abschnitt das *Rumen* (Ingluvies, Pansen), zur Ansammlung des Futters dienend, und von einem zweiten Abschnitt, der aus ihm entstanden ist, gefolgt, der *Haube* (Reticulum, Netzmagen, Abomasus). Beide zusammen stellen eine zusammengehörige Räumlichkeit (Vordermagen, Boas) vor. Als dritter oder Mittelmagen besteht, enger an den letzten Raum angeschlossen, das *Psalter* oder der *Omasus*, Blättermagen, und den Hintermagen bildet die Pars pylorica, der *Abomasus*, *Labmagen*, dessen Drüsenapparat die bedeutendste Function hat. Allgemein für die *Wiederkäuer* ist die *Schlundrinne* (*r*); vom Ösophagus auch an der Magenwand durch zwei Falten der Schleimhaut gebildet, welche, zum Mittelmagen ziehend, diesen zum Ösophagus und zum Vordermagen (*r*) in wechselndes Verhältnis bringen und für das Wiederkäuen eine mechanische Bedingung sind.

Den *Tylopoden* (Kamele und Lama, Fig. 103 I) kommen in der Magenstructur manche Besonderheiten zu. Der Vordermagen lässt Abtheilungen erkennen, die durch tiefe Falten von einander getrennt sind. An der mächtigsten, dem Pansen der typischen Wiederkäuer zu vergleichenden Abtheilung bestehen zahlreiche Ausbuchtungen, als Behälter von Wasser dienend (*Wasserzellen*), in deren Grund Drüsen bestehen und damit einen sonst derselben entbehrenden Abschnitt als auf einer tieferen Stufe stehend begründen. Der Wasseraufnahme in jene meist in zwei verschieden große Gruppen vertheilte Räume entspricht auch die Anordnung der Muskulatur, welche für jede Wasserzelle einen Verschluss gegen den gemeinsamen Raum ermöglicht. Der dem Rumen angeschlossene Netzmagen (*ha*) besitzt eine andere Stellung zum Pansen als bei den echten Wiederkäuern und ist meist ganz mit den Wasserzellen ähnlichen Buchtungen besetzt, an denen wiederum Drüsen, wenn auch schwächer, verbreitet sind. Er steht auch darin in einem

Gegensatze zur Haube Anderer, so dass die Auffassung als eines besonderen Theils (Boas), der nicht in den gleichnamigen der Wiederkäuer sich fortsetzt, begründet ist. Die letzte, darmartige Magenstrecke der Tylopoden erscheint an ihrem ersten Theile (*m*) sehr dünnwandig, mit dichtgestellten Längsfalten der Schleimhaut und kurzen Drüsenschläuchen, welche am zweiten, erweiterten Theil bedeutender in der viel mächtigeren Schleimhaut stehen. Damit wird dieser dem

Fig. 103.

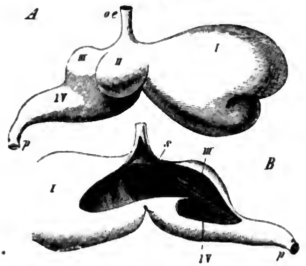


Schematische Längsschnitte von Magen. I Camelus. II. typischer Wiederkäuer. III. Tragulus. *v* Vordermagen *ha* Haube. *m* Mittelmagen. *h* Hintermagen. *d* Duodenum. *o* Ösophagus. *r* Schlundrinne.

Hintermagen (*h*) vergleichbar, während der dünnwandige Abschnitt als Mittelmagen dem Omasus vergleichbar ist. So liegen auch hier viel indifferentere Zustände vor, als wir sie bei Wiederkäuern antreffen, und der Tylopodenmagen stellt sich in seiner tieferen Stufe zugleich nicht in die direct zur ersteren führende Reihe und harmonirt dadurch mit der ganzen Organisation. Auch für das Wiederkäuen gelten etwas andere Bedingungen.

Viel bedeutender gesondert sind bei den *echten Wiederkäuern* die *vier* Abtheilungen des Magens. Der erste erweiterte Magenblindsack ist durch bedeutende Abschnitte und Falten verschieden getheilt (Rumen, Ingluvies, Fig. 104 *I*). Er fungirt wesentlich als Behälter für massenhaft aufgenommene Nahrungsstoffe, seine Schleimhaut entbehrt der Drüsen gänzlich und trägt eine derbe Schicht von Plattenepithel, welches bei den echten Wiederkäuern verhornte Papillen besetzt. Dicht an der Cardia steht er im Zusammenhang mit dem zweiten Abschnitt, dem *Netzmagen* (Haube, Reticulum) (*II*), dessen Schleimhaut gleichfalls drüsenlose, netzartige Falten trägt. Darauf folgt als dritter Abschnitt der Blättermagen (Omasus) (*III*), durch lamellöse Schleimhautfalten ausgezeichnet. Diesem schließt sich als letzt gebildeter Abschnitt der Labmagen (Abomasus) (Fig. 104) an, dessen Schleimhaut ausschließlich Drüsen (Labdrüsen) enthält. Die Schleimhaut des Ösophagus setzt sich bis zum Beginn des Blättermagens fort und überzieht einen von der Cardia in den Blättermagen gehenden Halbcanal, der durch einen faltenförmigen Vorsprung (Fig. 104 *B*, *s*) gegen die beiden ersten Abtheilungen des Magens sich abgrenzt. Durch diese »*Schlundrinne*« kann der aus dem Netzmagen in den Ösophagus und von da in die Mundhöhle gelangte Bissen nach vollzogenem Wiederkäuen unmittelbar in den Blätter- und Labmagen zurückgebracht werden, während das Offenstehen jener »Rinne« den Eintritt des Futters in Rumen und Netzmagen gestattet. Der Einfluss der Nahrung auf die Größenverhältnisse der einzelnen Abschnitte ergiebt sich aus der Verschiedenheit, die Rumen und Labmagen in verschiedenen Altersperioden zeigen. Der Labmagen bildet den größten Abschnitt beim Säugling, indess er später vom Rumen wohl zehnmal an Größe übertroffen wird.

Fig. 104.



Magen einer Antilope. *A* von vorn gesehen. *B* von hinten geöffnet. *oe* Speiseröhre. *I* Rumen. *II* Netzmagen. *III* Blättermagen. *IV* Labmagen. *p* Pylorus. *s* Schlundrinne.

Durch das Fehlen des Blättermagens stehen die *Traguliden* fern von den übrigen Wiederkäuern. Dieser Magenabschnitt wird hier durch ein kurzes Verbindungsstück zwischen Netzmagen und Labmagen vertreten (Fig. 103 *III m*), so dass er wenigstens als Rudiment erscheint (Flower). In der Textur kommt er mit dem Labmagen überein, dessen Schleimhaut in ihn übergeht. Es ist wahrscheinlich, dass dieses Verhalten aus einer Rückbildung des Omasus entsprang, vielleicht ist ein indifferenterer Zustand der Anfang, wie ja auch erst spät die vollkommene Sonderung vor sich geht.

In dem Verhalten der im Ganzen glatten Muskulatur herrscht eine *äußere*

Längsfaserschicht und eine *innere Ringfaserschicht* mit zahlreichen Anpassungen an die verschiedenen Gestaltungen des Magens. Dazu kommen aber noch schräge Züge (die »Fibrae obliquae« des Menschen), der Ringschicht angeschlossen und im Ganzen mit der Fundusbildung zusammenhängend, in mancherlei Weise auch bei Säugethieren vertreten.

Die an den mannigfaltigen Magenbildungen der Säugethiere vorhandenen Zustände, wie sie sowohl in der äußeren Form als auch der Wandstructur, der Muscularis und der Schleimhaut sich aussprechen, werden sämmtlich von der Nahrung, sowohl nach Qualität als Quantität, beherrscht. Daher kommt auch der durch Organe der Mundhöhle (Drüsen, Zähne) geleisteten Vorbereitung der Nahrung eine nicht unwichtige Rolle zu, und die große Mannigfaltigkeit in Form und Structur des Magens der Säugethiere stellt sich den minder mannigfaltigen Bildungen der niederen Wirbelthiere gegenüber. Es wächst die Mannigfaltigkeit der Ernährung. *Durch die Nahrung ist es die Außenwelt, welche die Veränderungen, wie am gesammten Darm, producirt*, und eine Steigerung der Energien des Organismus begleitet jene Vorgänge.

RAPP, Cetaceen; TURNER, Journal of Anat. and Phys. Bd. II. u. Bd. III. Vergl. auch M. WEBER, Studien über Säugethiere. Ferner: Derselbe, Anatomisches über Cetaceen. Morph. Jahrb. Bd. XIII. J. E. V. BOAS, Zur Morphologie des Magens der Cameliden und Traguliden. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Vom Mitteldarm.

Erste Beziehungen zur Ernährung (Dotter und Dottersack).

§ 295.

Während der *Vorderdarm* eine zum bei Weitem größten Theile vom Kopfdarme aus entstandene, zu bedeutender Macht gelangende Neubildung ist, kommt im *Mitteldarm* der hauptsächlichste functionelle Werth des Darmsystems zum Ausdruck, und dieses erscheint bereits im Besitze der *Wirbellosen*, indem deren Darmanlage vielmals, man kann sagen in der Regel, von bedeutendem Umfange ist. *Das Entoderm übertrifft das Ectoderm an Größe der betreffenden Formelemente.* Eine Vermehrung der Elemente des ersteren, oder im Allgemeinen eine Zunahme derselben ruft eine wichtige Erscheinung hervor oder liegt ihr mindestens zu Grunde, der *Entwicklung*, als eines Vorganges, durch welchen der Organismus zu höheren Stufen gelangt. Er überschreitet dabei das *Ererbte*, mehr oder minder *recapitulirend*, und durchläuft Stadien, welche vor ihm auf lange Zeiträume vertheilt gewesen sind. Noch bevor der Körper durch eigene Nahrungsaufnahme sich zu erhalten vermag, ist die Ernährung ermöglicht. Wie dadurch die Entwicklung die Verkürzung eines ursprünglich langen Processes vorstellt, so hat sie ihre Begründung in dem vom Entoderm gebotenen Material, durch welches der Organismus nicht bloß sich erhält, sondern auch für ferneren Bedarf zu den an

ihm vor sich gehenden Veränderungen seines Aufbaues eine Quelle findet. Zahllose Beispiele hierfür bieten schon die niederen Thiere, worüber man die bezüglichen Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte zu Rathe ziehen mag. Das vom Entoderm gebildete oder daraus entstandene *Ernährungsmaterial des Embryo* ist der Dotter (*Vitellus*).

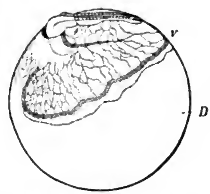
Auch bei den Wirbelthieren ist die Bedeutung des Entoderms schon sehr frühzeitig erkennbar. Wir finden es schon bei *Acraniern* durch viel größere Zellen repräsentirt, als das Ectoderm sie besitzt, und wenn mit dieser Differenz auch die Entstehung der Gastrula in Connex steht, so kommt doch dem Entoderm eine durch eine Reihe von Stadien verlaufende Veränderung zu, während welcher noch keine Nahrungsaufnahme eine Vermehrung des Leibesmaterials vermitteln kann. Alle vom Entoderm ausgebildeten Anlagen gehen aus den ursprünglichen entodermalen Elementen hervor (vergl. Bd. I, Figg. 10, 11). Noch besteht hier *kein* Dotter, dem wir erst bei *Cranioten* begegnen, in sehr verschiedener Art, aber stets vom Entoderm entstanden, welches als Epithel dem Mitteldarm anliegt. Der Dotter füllt dann den Mitteldarm, aus Zellen oder Zellproducten bestehend, in verschiedener Menge und kann sogar schon *vor der Eitheilung* (Furchung) vorhanden sein. Dann erscheinen die Eier von bedeutender Größe, und die Eitheilung beginnt auf der Oberfläche des Eies, um allmählich darüber zu verwachsen, und der Dotter wird damit successive in den Embryo aufgenommen.

Die Größe der Eizelle entspricht dem Reichthum des in ihr entstandenen Dotters. Die Zunahme der Eizelle an Umfang lässt daher schon sehr frühzeitig die künftige Ernährung des sich entwickelnden Embryo zum Ausdruck kommen, und zwar in sehr verschiedenem Maße. Immer ist der Mitteldarm die Stätte für die auf Zeit stattfindende Bewahrung und successive Verwerthung des Dottermaterials. Bei geringem Dotter wird derselbe bald vom Entoderm umschlossen, und er gelangt frühzeitig in den Körper, wie wir dies z. B. bei den meisten Teleostei sehen, deren Weiterentwicklung nur kurze Zeit vom Dotter abhängig ist. Reiche Dottermassen bedingen nicht nur eine minder rasche Entwicklung, sondern lassen auch die Leibesanlage in scheinbarem Gegensatze zum Dotter stehen. Die Leibesanlage erfolgt dorsal vom Dotter, welcher erst successive, sei es vom Entoderm, sei es mit diesem auch von der Bauchwand, verwächst. So ist es bei den Eiern der *Selachier* der Fall, von denen wenige Haie (Galeus laevis) mit einem *äußeren Dottersacke* versehen sind. Der vom Mitteldarm ausgehende Dottersack (Saccus vitellinus) besitzt nämlich bis zum Körper eine Überkleidung von Seiten des Integuments. Dieses Verhalten leitet sich von der Entwicklung wie von der Brutpflege ab, auf welche hier näher einzugehen außerhalb unserer Aufgabe liegt.

Ein einfacheres Verhalten herrscht bei den *Amphibien*. Der Dotter bleibt im Mitteldarm, von verschiedener Weite jener Menge entsprechend, bewahrt und verschwindet allmählich mit der fortschreitenden Differenzirung, welche am Mitteldarm durch eine Längenzunahme sich ausspricht. Es liegt hierin, wie auch bei *einem* Theile der Fische, eine Vorbereitung zu den bei *Sauropsiden* bestehenden

Differenzirungen. Der *voluminösere Dotter*, wie er in der Zunahme des Eivolums der Sauropsiden sich ausspricht, bleibt nicht in seinem ursprünglichen Orte, sondern erhält sich eine Zeit lang außerhalb des Körpers oder vielmehr der Anlage desselben, mit embryonalen Hüllen zusammen eingeschlossen, in der Schale des Eies. Es besteht ein *Dottersack*, in Verbindung mit dem Darme, welcher allmählich das Material des Dotters verbraucht. Der erst äußerlich befindliche Dottersack wird mit der Leibesentfaltung von den Bauchwänden umschlossen, mehr oder minder schon bei Reptilien, bei welchen schon sehr differente Zustände obwalten. Niemals aber nimmt, wie bei jenen Haien, das Integument an der Umhüllung des Dottersackes Theil. Man wird ihn daher, in welchem Maße er auch in die Bauchhöhle gelangen mag, als *inneren Dottersack* bezeichnen und dem der Haie als dem *äußeren* gegenüberstellen dürfen. Die ganze Ontogenese ist an diesen Processen aufs engste betheiligt, sie beherrscht damit auch den allmählichen Verbrauch embryonalen Ernährungsmaterials. Als causales Moment für die temporäre Entfremdung des Dotters vom embryonalen Körper, mit welchem es höchstens durch den Dottergang im Zusammenhang steht, ist nichts Anderes als das Dottervolum bei den Sauropsiden als erste Instanz zu betrachten. Dazu kommt die Anlage des Leibes, welche früher als jenes Material ihre Ausbildung gewinnt. Es hat somit auch eine zeitliche Verschiebung der Processe in Betracht zu kommen, die allerdings wieder von der Dottermenge regiert wird. Weiterhin tritt auch die Räumlichkeit der Schale ins Spiel, in welcher die Verpackung des jungen Thieres sammt seinen fötalen Hüllen geschieht: Da werden denn Anpassungen aller Art, und damit auch solche, die speciell zum Dotter Bezug haben, wirksam; aber das für unsere Zwecke hier Wichtige wird im Wesentlichen nicht alterirt. Der Embryo ernährt sich durch den Dotter.

Fig. 105.



Die Keimblase nach Ablösung der Granulosemembran von Phalangista orientalis, Embryoanlage. *v* Gefäßhof. *D* Dottersack. (Nach E. SELENKA.)

Noch reichlicher Besitz von Dotter zeichnet unter den *Säugethieren* die *Monotremen* aus, deren Eizelle demzufolge größer ist. Aber gegen die Sauropsiden ist doch schon eine Abminderung zu Stande gekommen, mehr noch bei den Beutelthieren, so dass die Dottermenge an dem gleichfalls entstehenden, aber mit Fluidum sich füllenden Dottersacke nur eine geringe ihn auskleidende Schicht bildet. In dem hier schon geminderten, mehr noch bei den übrigen Säugethieren reducirten Dottersacke erscheint aber ein Erbstück von den Sauropsiden, dessen ursprünglicher Werth allmählich verloren ging, wenn auch in der Reduction noch eine Zeit hindurch in anderen Verrichtungen wirksam und daher sich erhaltend, um eine neue Art der Ernährung des Embryo durch den Organismus der Mutter auftreten zu lassen. Mütterliches Material liegt schon im Dotter der Eizelle vor, es muss aber erst vom fötalen Darme Bearbeitung erfahren. Für die schließliche

Verwerthung dieses Materials besteht aber ein bedentender Umweg, welcher durch die bei Säugethieren sich vervollkommnende Ernährung aus dem mütterlichen Blute (durch Austansch) in directere Bahnen geleitet wird. Dadurch wird der Untergang des Dotters in seinen Ursachen zu einem Gewinn für den sich entwickelnden Körper, welcher dadurch zur Ausbildung auf höhere Stufen gelangt, und so kommt der Mitteldarm, von welchem der Dotter seinen Weg begann, zu hoher Bedeutung für die Ernährung des Körpers, als wichtigster Abschnitt des Darmrohres.

Genaueres über den Dotter s. H. VIRCHOW, Das Dotterorgan der Wirbelthiere. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIII. Suppl. II. Archiv f. mikr. Bd. XL. Der Dottersack des Huhns. in: Internationale Beiträge. Bd. I. Festschrift f. R. VIRCHOW).

Der ausgebildete Mitteldarm.

§ 296.

Bei der in seiner Ausbildung secundären Natur des Vorderdarmes kommt dem Mitteldarm der Wirbelthiere die ursprünglich bedeutungsvollste Rolle für die Ernährung zu. Dies spricht sich darin aus, dass er einen in den primitiven Verhältnissen den bei Weitem längsten Abschnitt des gesammten Darmrohres vorstellt und dass von ihm die *Sonderung großer Drüsenorgane*, der *Leber* und des *Pancreas*, ausgeht, deren Secrete für die Verdauung von hoher Wichtigkeit sind. Die Mündungsstelle dieser Drüsen, vor Allem jene des Gallenausführganges, *charakterisirt allgemein den Anfang des Mitteldarmes.* Bei aller Ausbildung des Vorderdarmes in dem den Magen liefernden Abschnitt behält der Mitteldarm dennoch jene Function und bildet auch vorzugsweise die Örtlichkeit für die Aufsaugung, d. h. den Übergang der aus der Verdauung gewonnenen Ernährungsmaterialien in die Bahnen des Gefäßsystems und damit in den Körper.

Diese eminent nutritorische Bedeutung des Mitteldarmes empfängt besonders helles Licht durch die Beachtung der auf dem verkürzten Wege der Ontogenie sich ergebenden Befunde. Die entodermale Anlage des Mitteldarmes, die den größten Theil des gesammten Darmrohres repräsentirt, birgt das der Eizelle entstammende Material — den Dotter, welches zum allmählichen Aufbau des Embryo verwendet wird. Diese Beziehung hat im vorhergehenden Paragraphen bereits ihre Darstellung gefunden. Die wichtigste Einrichtung des Mitteldarmes ist die *Vergrößerung seiner inneren Oberfläche.* Dadurch wird vor Allem eine Steigerung seiner Leistungen erreicht. Er steigert darin eigentlich nur die Beziehungen zur Außenwelt, woher schließlich die Ingesta stammen. Die Vergrößerung der Oberfläche kommt am einfachsten durch Erweiterung des Lumens zu Stande, bedingt durch Vermehrung des Inhaltes, intensiver erfolgt sie durch Faltungen der Schleimhaut in mancherlei Art, und am wirksamsten durch mikroskopische Structuren, wieder in außerordentlicher Mannigfaltigkeit. Dazu kommen die Drüsenbildungen in mannigfacher Art, sowohl der Schleimhaut eingebettet, als auch als mächtige Organe in beschränktem Vorkommen mit den schon Eingangs aufgeführten typischen Bildungen wetteifernd (Ganoiden und Teleostei).

Die *Muskulatur*, durchgehends glatt, tritt jetzt in regelmäßigem Verhalten auf, als äußere Längs- und innere Ringschicht, und ist in der Regel am Anfang bedeutender als gegen das Ende, der Function gemäß, die nur am ersten Orte, wo der Mitteldarm aus dem Magen den Speisebrei empfängt, reichlicher bestehen muss als auf dem ferneren Wege, auf welchem eine Minderung geschieht.

Im Verhalten des Mitteldarmes bieten die Cyclostomen die primitivsten Zustände. Er stellt, durch größere Weite vom engeren Vorderdarm gesondert, den bei Weitem größten Theil des gesammten Darmrohres vor und erstreckt sich in geradem Verlaufe oder nur mit wenig Biegungen durch die Länge der Leibeshöhle, an deren dorsalen Wand er bei den *Myxinoiden* befestigt ist, während eine solche Verbindung bei *Petromyzon* verloren geht. Die in ihrem Bau durch manche Eigenthümlichkeiten ausgezeichnete Darmwand birgt ein größeres Blutgefäß, und von da aus bildet die Darmwand eine ins Lumen vorspringende, bedeutende Falte, welche die Länge des Mitteldarmes, dorsal beginnend und mit kurzer Biegung ventral sich wendend, durchzieht (Petromyzon). Indem sie vorn dorsal gelagert sich verbreitert, umfasst sie die Mündung des Vorderdarmes.

In der *Structur der Wandung* des Mitteldarmes bietet sich als Besonderheit eine in der Mucosa nach außen zu befindliche mächtige Lage eines als »cavernös«, neuerdings auch als »milzartig« bezeichneten Gewebes, auf welches erst nach innen zu die Muscularis der Schleimhaut folgt. Jene Gewebsschicht bildet auch den größten Theil der Längsfalte, indem sie das darin verlaufende Gefäß umgiebt. Die Muscularis des Darmes wird durch eine äußere Längs- und innere Ringschicht vorgestellt (SCHNEIDER), während sich jene der Mucosa umgekehrt verhält (LANGERHANS). Stellenweiser cylindrischer Cilienbesatz ist aus Epithel beobachtet. Faltungen der Schleimhaut in Zickzackform bestehen bei Myxine. Der Mitteldarm fungirt bei den Petromyzonten nur im Ammocoeteszustande, später erfährt er Rückbildungen, vor Allem in seiner Weite, dehnt sich dagegen unter Veränderungen des Vorderdarmes weiter nach vorn aus. Damit soll Untergang und Neubildung des Vorderdarmes verbunden sein. Einfachere Verhältnisse bietet das Cylinderepithel.

Außer LANGERHANS (op. cit.) s. auch O. MAAS. Verlauf und Schichtenbau des Darmcanals von Myxine glutinosa. Aus Festschrift für KUPFFER 1900.

Bei den Gnathostomen erhalten sich unter den *Fischen* noch manche niedere Zustände, vor Allem durch den geraden Verlauf. So finden wir den Mitteldarm bei den *Chimären* und bei den *Dipnoern*, bei Ceratodus von bedeutender Weite, in leichten Biegungen bei Lepidosiren. Den größten Theil durchzieht eine *spiralige Falte*, aus der Schleimhaut gebildet, bei Chimären mit drei langgezogenen Windungen, mit fünf bei Lepidosiren, neun bei Ceratodus. Dadurch wird eine *Verlängerung des Weges durch den Mitteldarm* erzielt. Die Falte beginnt in einiger Entfernung vom Anfange des Mitteldarmes, der dadurch in zwei Strecken gesondert wird.

Die *Selachier* besitzen jene Spiralfalte in besonderer Ausbildung, sie beginnt nahe dem Anfang dieses Darmtheiles, den sie als *Spiralklappe* bezeichnet, in zahlreichen Umgängen bis nahe ans Ende durchsetzt (vergl. Fig. 80), so dass dieser Darmtheil auch als »*Spiraldarm*« bezeichnet wurde. Die vor dem letzteren befindliche, die Mündung des Ductus choledochus aufnehmende Strecke ist häufig

erweitert und nimmt beim Fötus auch den Ductus vitellosus auf. Die Erweiterung ward fälschlich Bursa Entiana bezeichnet, wir wollen sie *Bursa pylorica* nennen. Von ziemlicher Länge, allein größtentheils noch in geradem Verlaufe, findet sich dieser Theil des Mitteldarmes bei Laemargus. Der aus dem engen Pylorus hervorgehende Anfang des Mitteldarmes sendet hier zwei weite Blindsäcke ab. Die Ausbildung der Klappe bietet bei den Selachiern sehr verschiedene Zustände. Bei den Carcharien zeigt sie sich in einer scheinbar primitiveren Form, indem sie in einer Längslinie von der Darmwand entspringt. Der freie Theil ist dann spiralig eingerollt. Darin kann eine Weiterbildung des Zustandes erkannt werden, welchen die Darmfalte von Petromyzon einfacher darbietet. Die übrigen Selachier besitzen die Klappe allgemein in spiralem Ursprunge von der Darmwand, allein in bedeutend verschiedener Zahl der Umgänge, die um so weniger steil verlaufen, je zahlreicher sie sind (20 bei Heptanchus, 23 bei Laemargus). Das Ende des Spiraldarmes geht meist etwas verengert in den nur kurzen Enddarm über.

Die *Spiralklappe* besteht auch noch bei den *Ganoiden*, bedeutender bei den Stören entfaltet, wo ihr eine klappenfreie Strecke des Mitteldarmes vorhergeht, während sie bei Polypterus (Fig. 89 *B*) dicht am Pylorus mit einer gerade verlaufenden Strecke beginnt. Bei Amia nimmt sie mit drei Windungen nur den letzten Abschnitt des zum ersten Male ansehnlicher verlängerten, in eine Schlinge gelegten Mitteldarmes ein; ähnlich verhält sich auch die Örtlichkeit bei Lepidosteus, wo die Falte zugleich in einem rudimentären Zustande sich darstellt (Fig. 89 *sp*).

Mit diesem Rudimentärwerden der Spiralklappe geht die Ausbildung der vor dem Klappendarm gelegenen Darmstrecke zu größerer Länge Hand in Hand. Die Klappe scheint analwärts zu rücken in dem Maße, als jene Strecke an Länge zunimmt. Polypterus zeigt in seinem geraden Mitteldarm die Vorbereitung dazu, indem fast die Hälfte der Länge des Darmes von der Klappe in fast geradem Verlaufe durchzogen wird und erst die letzten drei Windungen dichter sich folgen (Fig. 89 *A*). Erinnert auch jene gerade Strecke der Klappe an den primitiven Zustand, so dürfte doch der endliche Verlust der Klappe an diesen Befund anknüpfen, da derselbe offenbar aus einer beträchtlichen Streckung des betreffenden Darmstückes entstand. Mit der Zunahme der Darmlänge muss die ursprüngliche Bedeutung der Falte verloren gehen. Diese Zunahme ist bei Amia und Lepidosteus erfolgt, bei denen nur die letzten Windungen der Klappe sich erhielten.

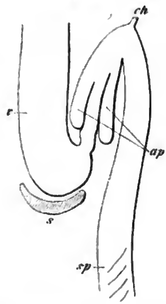
Durch den Verlust der Spiralklappe ist der Mitteldarm der *Teleostei* vereinfacht, aber nur in vereinzelten Fällen behält er einen gestreckten oder wenig gekrümmten Verlauf (Cobitis, Scomberesoces, Symbranchii u. A.); er gewinnt in der Regel an Länge und legt sich demgemäß in mehr oder minder zahlreiche Schlingen oder Windungen, die selbst innerhalb kleinerer Abtheilungen, ja sogar bei Arten derselben Gattung oft sehr verschiedene Verhältnisse darbieten. Auch das Caliber zeigt sich einem Wechsel unterworfen und bietet, häufiger gegen das Ende hin, engere Abschnitte.

Die Vergleichung der geraden Spiralklappe von Carcharias mit dem Verhalten bei Cyclostomen ist weit von einer *directen* Ableitung entfernt. Es soll damit nur

etwas Gemeinsames ausgedrückt sein, welches auch durch die am freien Rande der Spiralklappe der Selachier verlaufenden Arterien bestärkt wird und zu der Annahme einer ursprünglichen Gemeinsamkeit leiten muss, wie groß auch die Kluft ist, welche sonst zwischen Cyclostomen und Gnathostomen liegt.

Der Mitteldarm bestätigt bei Fischen die Höhe seines physiologischen Werthes durch die Differenzirungen an seiner ersten Strecke, an welcher wir schon Leber und Pancreas als davon ausgehend erwähnt haben. Dazu kommt noch bei den Fischen ein dritter, wohl gleichfalls bedeutungsvoller Apparat, welcher schon bei *Selachiern* in seinen Anfängen auftritt, ohne sich hier in höhere Ausbildung zu begeben.

Fig. 106.



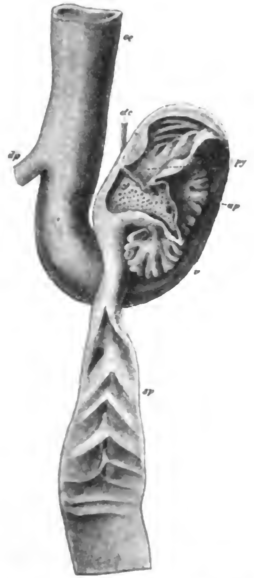
Darm von Laemargus (?). *v* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *sp* Spiraldarm. *ch* Ductus choledochus. *s* Milz.

Bei manchen der älteren Haie (Laemargus, Scymnus-Arten) finden sich vom Mitteldarm ausgehende Blindsäcke, wie sie in Fig. 106 *ap* zu ersehen sind. Allen übrigen Selachiern fehlen sie. Er ist der Anfang einer durch Ganoiden zu den Teleostei fortgesetzten secretorischen Einrichtung, für welche bei Polypterus ein noch niederer Zustand besteht. Diese Anhänge am Mitteldarm werden wegen der Nachbarschaft des Pylorus *Pförtneranhänge*, *Appendices pyloricae* benannt, und bilden auch für die große Mehrzahl der Teleostei ein charakteristisches Attribut des Darmcanals. Wenn die bei Polypterus einfache Ausstülpung (Fig. 89 *A*, *ap*) am Anfang des Mitteldarmes als ein Beginn jener Bildungen angesehen werden darf, so würde der vorhin bei einem Selachier dargestellte Zustand schon ein späterer sein.

Die weitere Sonderung einer solchen Ausbuchtung ist bei den *Stören* zu einem hohen Grade gediehen, indem das Gebilde zu einem mächtigen Darmanhang sich entfaltete, *der bei Polyodon durch die einheitliche Mündung seinen Ausgang von dieser Ausbuchtung der Darmwand beurkundet.* Bei Acipenser ist diese gemeinsame Mündung mehr in die Darmwand einbezogen, daher meist von mehreren (3) Mündungsstellen die Rede ist. Wir betrachten das Verhalten bei Polyodon als den primitiveren Zustand. In dem bei Polyodon äußerlich fingerförmig gelappten (Fig. 107), bei Acipenser mehr einheitlichen Organ verzweigen sich von der weiten Mündungsstelle her durch drüsenreiche Schleimhaut ausgekleidete zahlreiche Hohlrinnen, so dass das Ganze zweifellos ein secernirendes Organ, d. h. eine einheitliche Drüse vorstellt. Die hier zu einem Organ verbundenen Schläuche sind schon bei Lepidosteus mehr gesondert, münden aber doch nur mit vier Öffnungen in den Darm (Fig. 89 *B*). Diese am ersten Abschnitt des Mitteldarmes sich vollziehende Differenzirung lässt auch die Ausbildung der ersten Strecke des Mitteldarmes in Betracht kommen, wobei wir unentschieden lassen, in wie weit auch den anderen hier mündenden Drüsen, vor Allem der Leber, eine Bedeutung dabei zukommt. Die Sonderung dieser Abschnitte sehen wir schon bei den Stören

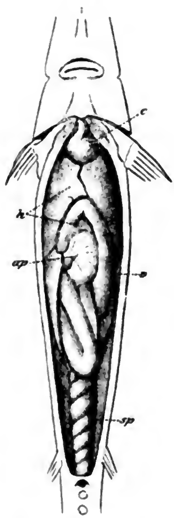
sehr weit gediehen, er bildet eine ansehnliche Schlinge (Fig. 108), und auch Lepidosteus (Fig. 89 *B*) besitzt eine solche, wenn auch in minderer Entfaltung. Damit beginnt ein Weg, welchen wir auch bei manchen Teleostei, mehr noch von den Amphibien aus ferner beschritten sehen.

Fig. 107.



Darmcanal von Polyodon (Spatularia) von vorn gesehen. *oe* Ösophagus. *dp* Ductus pneumaticus. *v* Magen. *py* Pylorustheil desselben, bis in den Anfang des Mitteldarmes aufgeschnitten, so dass die Schleimhautfalten des Pylorustheils zu sehen sind. *dc* Ductus choledochus, dessen Mündung im Mitteldarm sichtbar. *ap* Appendices pyloricae, an der gemeinsamen Mündung geöffnet. *sp* Spiraldarm geöffnet. (Nach WAGENER.)

Fig. 108.



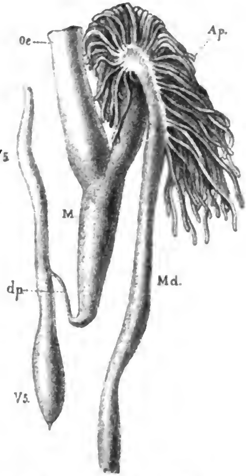
Situs viscerum von Acipenser. *c* Herz. *h* Leber. *v* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *sp* Spiraldarm. Vom ersten Theil des Mitteldarmes ist eine Schlinge sichtbar.

Die Lösung des Apparates in einzelne Schläuche gelangt bei den Knochenfischen zur vollen Herrschaft, aber es erhalten sich noch manche wichtige *Spuren des früheren Zustandes.* So besteht oft noch Gewebe, von Blutgefäßen durchzogen, welches auch hier den Schlauchcomplex verbindet und einen Hinweis auf den Befund bei den Stören abgiebt. Durch allmähliche Aufnahme der

Mündung des Complexes in die Darmwand kommt es zur selbständigen Ausmündung einzelner Schlauchgruppen, die dann Büschel vorstellen, und endlich zur isolirten Mündung einzelner Schläuche, welche bei nicht wenigen ihre Mündungen sehr dicht zusammenliegend erkennen lassen. Es besteht also hier ein Sonderungsvorgang, wie er an den Mündungen mancher anderer Organe des Darmsystems ähnlich beobachtet ist (s. Pancreas). So kommt es zu einer mannigfachen Gruppirung und Anordnung dieser Blindschläuche, welche auch in Länge und Zahl eine bedeutende Verschiedenheit besitzen und damit wie in der Ausbildung auch in der Reduction einen außerordentlichen Reichthum von Formzuständen begründen.

Für die mannigfachen Befunde der Appendices verweise ich auf die Abbildungen in Figur 89, 90, 91. Für die Function des Apparates ist *das keineswegs allgemeine Vorkommen* von großer Wichtigkeit. Er kann einzelnen Arten gänzlich fehlen, indess andere ihn besitzen. Wie wir ungeachtet seiner oft sehr bedeutenden Ausbildung ihn nicht als für die Fische von allgemein hohem Werthe erachten dürfen, so kann er auch nicht den anderen großen Drüsen, welche den Vertebraten angehören, zur Seite stehen.

Fig. 109.



Darmcanal und Schwimmblase von Alosa vulgaris. *Oe* Ösophagus. *M* Magen. *Md* Mitteldarm. *Ap* Appendices pyloricae. *V5* Schwimmblase. *dp* Ductus pneumaticus.

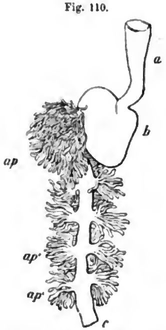
Die Structur der Appendices kommt in ihrer Muskelwand und der Schleimhaut jener des Darmes gleich. An der letzteren fehlen auch Längsfalten nicht, ihr Epithel kann sogar Cilien tragen, wie sie auch sonst bei den Fischen, allerdings nicht allgemein, vorkommen. Auch Drüsen sind hin und wieder beschrieben, bald als Krypten, bald in vollkommenerer Form, vielfach werden sie in Abrede gestellt. Jedenfalls geht aus der feinen Structur nichts Sicheres für den functionellen Werth dieser Organe hervor, welche wir auf Grund dieser Unbekanntschaft nicht von geringer Wichtigkeit halten wollen, wie es nicht selten geschieht. Auch als Organe der Resorption wurden sie angesprochen, früher auch als Vertreter des Pancreas, so lange dieses bei Fischen noch unbekannt war.

Ein *Rest der Spiralklappe* scheint bei einem Clupeiden (Chirocentrus) vorhanden zu sein (Cuvier u. Valenciennes). Ob bei manchen Teleostei dem Mitteldarm

angehörende Querfalten der Schleimhaut aus einer Spiralklappe entstanden, ist zweifelhaft, um so mehr als diese Falten der Schleimhaut angehören.

Die innige Verbindung der *Appendices pyloricae* zu einer scheinbar einheitlichen Masse besteht bei manchen Scomberoiden, besonders deutlich bei Thynnus, Xiphias, auch bei Pelamys sarda. Bei derselben Familie münden die zahlreichen Blinddärmchen (bei Scomber scombrus 191, STANNIUS), die meisten oder auch alle in mehrere gemeinsame Gänge zusammen, oder sie vereinigen sich nach und nach zu solchen. Zahlreiche, eine lange Strecke des Mitteldarmes besetzende Büschel sind bei Coryphaena hippurus vorhanden. Bezüglich der Stellung ist eine einreihige Anordnung hervorzuheben (z. B. bei Salmonen [Fig. 90 *A*], bei Clupea, Alepocephalus) oder eine ringförmige (Gadus-Arten, Cyrtopterus) oder beides ist combinirt. Bei allen diesen besteht eine größere Anzahl. Bei manchen Clupeiden sind die Anhänge *in Büscheln gruppirt* über eine ziemliche Strecke des Mitteldarmanfanges vertheilt, z. B. bei Meletta thryssa mit drei, bei Chatoessus Chacunda (Fig. 110), zu denen bei letzterem noch ein dichter Haufen auch am Pylorus kommt (HYRTL), den wieder andere Gattungen allein besitzen. In vielen Abtheilungen sind sie reduzirt: auf fünf bei Brama Rajii, Sargus Rondeleti und vielen Pleuronectiden, vier bei Sargus Salviani, Pagellus erythrinus, Box salpa, Smaris vulgaris, drei bei Perca fluviatilis und anderen Perciden, auch bei Argyropelecus hemigymnus; zwei bei Zoarces viviparus, Rhynchobdella ocellata, auch bei Rhombus maximus, wo sie sich gegenüberstehen; nur einen Appendix besitzt z. B. Lophius piscatorius, Amodytes tobianus, Hyodon ecaudatus u. A. Ob darin eine Reduction oder ein Nachklang des primitiven Zustandes zu ersehen, kann wohl durch die Stellung jener Gewebe nicht zu Gunsten des ersten Falles entschieden werden. Bei manchen Arten einer Gattung fehlen die Anhänge, während andere sie besitzen (Ophidium). Gänzlich verschwunden sind sie in den Familien der Cyprinoiden, Cyprinodonten, Muränoiden, Symbranchii, Siluroiden, Loricarien, Labroiden, Chromiden, Scomberesoces, Plectognathen und Lophobranchiern, vielen Cyclopoden und bei Esox.

Fig. 110.



Darm eines Clupeiden (Chatoessus) *a* Ösophagus. *b* Muskelmagen. *ap*, *ap'*, *ap''* Appendices pyloricae. *c* Pylorus. (Nach HYRTL.)

Über die Apophysen s. RATHKE, l. c. Arch. f. Anat. 1827. CUVIER et VALENCIENNES, auch DE SANCTIS, Morphologia delle appendice piloriche dei pesci ossei. 1875.

Über die specielle Function der Appendices pyloricae ist nichts Sicheres bekannt. Dass ihr Auftreten und ihre Ausbildung zur geringeren oder höheren Differenzirung des Magens im Verhältnisse stehe, ist unrichtig, denn sie kommen bei den verschiedensten Zuständen des Magens vor oder fehlen in solchen.

Die Anordnung des Mitteldarmes in Windungen steht in innigem Connexe mit der Gestaltung der Leibeshöhle. Wo diese aber in die Länge gestreckt ist, kommen öfter zahlreiche kürzere Windungen vor, wie bei Xiphias. 5—6 Schlingen bestehen bei Platessa, 13—14 bei Mugil. Über diese Verhältnisse s. RATHKE, Beiträge z. Gesch. d. Thierwelt I. 1. 1824. Bezüglich Laemargus: TURNER, Journal of Anat. and Phys. Bd. VII, S. 236. Über den Spiraldarm s. RÜCKERT, Die Entwicklung des Spiraldarmes. Arch. f. mikr. Anat. 1896.

Die *Schleimhaut* des Mitteldarmes zeigt sich in vielfach verschiedenen Befunden. Wie bei den Cyclostomen ist sie auch bei den Dipnoern drüsenlos (Protopterus, W. N. PARKER). Feine Längsfalten bedingen einzig eine Complication der Innenfläche.

Bei den Selachiern ist der erste Abschnitt des Mitteldarmes bis zur Spiralklappe mit ausgebildeten Drüsen besetzt. An der Klappe selbst wiederholen sich auch sonst im Darm vorkommende Faltenbildungen, zuweilen in feiner Wabenform. Lymphoide Infiltrationen durchsetzen die Dicke der Schleimhaut.

Auf andere Art kommt eine Schleimhautoberflächenvergrößerung bei Ganoiden und Teleostei zu Stande, wobei Faltungen die bedeutendste Rolle spielen. Längsfalten bilden die selteneren Vorkommnisse und sind zuweilen am Anfange des Mitteldarmes ausgeprägt. Sie gehen in der Regel in zickzackförmige Anordnung über, wie z. B. bei den Pleuronectiden, und dieser Zustand der Schleimhaut hat auch sonst eine größere oder geringere Verbreitung im Mitteldarm. Querfalten kommen nur als kurze Erhebungen bald in ringförmiger Ausdehnung bei Clupeiden vor, können auch durch schräge Falten unter einander verbunden sein und nähern sich eben dadurch wieder der Zickzackform, wie bei manchen Cyprinoiden, bei denen netzförmige Beschaffenheit der Schleimhaut verbreitet ist. Dieser Zustand tritt auch sonst mit vielen Modificationen in der Größe und der Gestalt der Maschen hervor, womit noch Bildungen verschiedener Ordnung sich combiniren, da größere Maschen wieder kleinere einschließen. Im Ganzen waltet auch in diesen Erhebungen der Schleimhaut bezüglich ihrer Ausdehnung über den Darm, sowie des Überganges der einen Form der Erhebung in die andere eine bedeutende Mannigfaltigkeit.

Eine andere Form von Fortsatzbildung der Schleimhaut kommt in *Zotten* zum Ausdruck, welche bei Teleostei eine nicht geringe Verbreitung besitzen. Bald sind sie dem ganzen Mitteldarm, bald nur Strecken desselben zugetheilt; selbst in den Pförtneranhängen sind sie beobachtet (z. B. Ammodytes). Ihre Entstehung geht von Falten aus, als deren Fortsätze sie auch häufig erscheinen. Isolirt zeigen sie eine schmalere aber langgestreckte Basis.

Aus der netzförmigen Beschaffenheit der Schleimhaut, wie sie durch die Vereinigung von Längsfalten mit Querfältchen entsteht, gehen wabenähnliche Bildungen hervor, und eine feinere Zerlegung derselben liefert kleinere Vertiefungen, sogenannte Krypten, die als *Anfänge von Drüsenbildungen* zu gelten haben. Ein Beispiel bietet der Darm der Störe. Somit liegen bei den Fischen die Anfänge in den höheren Abtheilungen zur Ausbildung gelangender Einrichtungen vor, und diese ersten Zustände zeigen sich noch in größter Variation. Das den Mitteldarm auskleidende Cylinderepithel hat in dem hin und wieder beobachteten Besitz von Cilien ein altes Erbstück bewahrt. Ein Theil der Zellen erscheint als Becherzellen.

Edinger, Über die Schleimhaut des Fischdarmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. Cattaneo, l. c.

Eine durch Übernahme respiratorischer Function entstandene Modification bietet der Mitteldarm von *Cobitis*, in welchen Luft aufgenommen wird. Die Schleimhaut ist hier von einem überaus reichen Blutgefäßnetze durchsetzt, welches bis an die Oberfläche dringt, wo nur eine dünne Epithellage sich findet.

Über die Spiralklappe der Rochen s. T. J. Parker, Transact. Zoolog. Soc. Vol. XI p. II 1880. C. Gegenbaur, Über Cöcalanhänge am Mitteldarm der Selachier. Morph. Jahrb. Bd. XVIII. Das dargestellte Object konnte keiner genaueren Untersuchung dienen, da es durch einen Unfall leider zu Grunde ging.

Der Mitteldarm der Amphibien bildet allgemein ein ziemlich gleich weites Rohr, welches äußerlich keine gesonderten Abschnitte darbietet und höchstens in der Nähe des Pylorus eine Erweiterung zeigt (Pipa). In ziemlich geradem Verlaufe ist es bei den Cöcilien zu treffen, indess es bei den übrigen die ihm gebotene Strecke der Leibeshöhle an Länge übertrifft und demgemäß mit Windungen oder Schlingen sich in dieselbe einbettet. Jene bestehen schon bei Siren und Proteus,

mehr noch bei Menobranchus, während Derotremen (besonders Menopoma) und Salamandrinen noch reichere Windungen besitzen, gegen welche die der Anuren sogar noch etwas zurücktreten.

Die Anpassung des Darmes an die Lebensweise resp. die Nahrung zeigt sich am auffallendsten am Mitteldarm der Anurenlarven. Er bildet hier eine einzige sehr lange Schlinge, welche in mehrfache Spiraltouren zusammengelegt ist. Mit der Verwandlung tritt eine allmähliche Verkürzung ein.

Fig. 111.



Darmcanal von Menobranchus lateralis. *p* Anfang des Vorderdarmes. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *r* Enddarm.

Das Ende des Mitteldarmes ist bei Dactylethra erweitert (STANNIUS). Die Schleimhaut bietet verschiedene Faltenbildungen. Bei Rana ist der Anfang des Mitteldarmes durch Falten von ziekzackförmigem Verlauf ausgezeichnet.

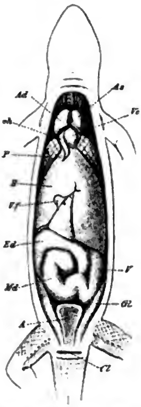
Die **Reptilien** schließen sich insofern an die Amphibien, als ihr Mitteldarm gleichfalls bald weniger, bald mehr in Schlingen gelegt ist und meist ein gleichmäßiges Caliber bietet. Die Amphisbänen besitzen ihn in Anpassung an die Leibeshöhle von fast geradem Verlaufe. Bei den *Schlangen* ist er relativ länger und bildet kurze, eng an einander geschlossene Windungen. Die meisten *Eidechsen* zeigen den Mitteldarm in einem Convolute größerer oder kleinerer Schlingen (Fig. 112). In solchen erscheint er auch bei den *Crocodilen*, ist aber in eine dünn- und eine dickwandigere Strecke geschieden, die auch durch die Schleimhaut gesondert sind. Die ersten Schlingen befinden sich in constanten Lageverhältnissen. Von den *Schildkröten* ist die bedeutende Länge hervorzuheben, welche zahlreiche und große Schlingen bedingt, die den hinteren Abschnitt des Cöloms einzunehmen pflegen.

Die *Schleimhaut* bietet wieder vielerlei Befunde ihres Reliefs, wenn auch im Allgemeinen Längsfalten noch vorwalten. Sie sind bald gerade, bald wellig gebogen und bieten manchmal blattförmige Erhebungen. So bei Schlangen im vordersten Theile des Mitteldarmes. Auch bei manchen Lacertiliern kommt Ähnliches vor, doch kommen manchen auch netzförmige Erhebungen zu. Bei den Crocodilen ist der dickwandigere zweite Abschnitt durch Ziekzackfalten ausgezeichnet und birgt reiche lymphoide Infiltrationen. *Drüsen* fehlen, wie es scheint, nur manchen Cheloniern im Mitteldarm, und höchstens kamen kryptenartige Gebilde zur mikroskopischen Beobachtung; aber auch den Schlangen sollen Drüsen abgehen, während sie bei Lacertilien und Crocodilen beschrieben sind.

Der Mitteldarm der **Vögel** ist zwar immer die bedeutend längste Strecke des gesammten Darmrohres, den der Reptilien, selbst der Crocodile übertreffend, zeigt aber sehr beträchtliche, von der Art der Nahrung abhängige Verschiedenheiten. Relativ am kürzesten ist er bei frugivoren und insectivoren Vögeln, während er bei Körnerfressern und Fleischfressern bedeutendere Länge besitzt, in beiderlei Gruppen mit vielen Schwankungen. Seine Anordnung in der Leibeshöhle zeigt nur bezüglich des ersten, aus dem Pylorus hervorgehenden Abschnittes

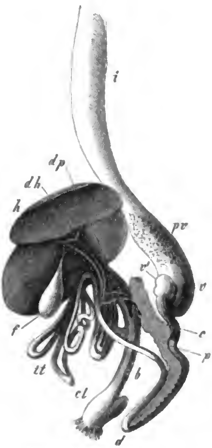
einige Übereinstimmung, indem dieser Theil — gewöhnlich als *Duodenum* unterschieden — eine constante, aus einem ab- und einem aufsteigenden Schenkel gebildete Schlinge darstellt, welche die Bauchspeicheldrüsen umfasst (Fig. 113 *p*) und selbst wieder eingerollt sein kann. Im Übrigen zeigen sich in der Anordnung sehr

Fig. 112.



Situs viscerum von **Lacerta**. *Ad*, *As* rechtes und linkes Atrium. *vh* Vena hepatica. *Ve* Ventrikel. *H* Leber. *V.f* Gallenblase. *Md* Mitteldarm. *Ed* Enddarm. *V* Ende des Magens mit dem Übergang in den Mitteldarm. *A* Allantois. *Gl* Drüsen. *P* Lunge. *Cl* Cloakenmündung.

Fig. 113.



Darmcanal von **Ardea cinerea**. *i* Ösophagus mit Kropf. *pv* Drüsenmagen. *v* Muskelmagen. *v'* Antrum pylori. *d* Duodenalschlinge. *tt* Mitteldarm. *b* Enddarm. *c* Stück eines der beiden Blinddärme. *cl* Cloake mit Bursa Fabricii. *h* Leber. *dh* Ductus hepato-entericus. *f* Gallenblase. *p* Bauchspeicheldrüse. *dp* Ductus pancreaticus.

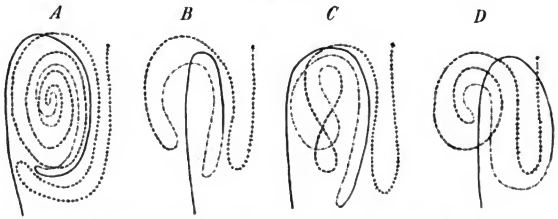
mannigfache, auf verschiedene Typen zurückführbare Befunde (Gadow), die theils aus der Disposition der Schlingen, theils aus deren Combination mit Spiralwindungen von einzelnen Schlingen oder größeren Strecken hervorgehen.

In dieser Anordnung spricht sich ein gesetzmäßiger Zustand aus, indem für die einzelnen größeren und kleineren Abtheilungen im Hauptsächlichen Übereinstimmungen bestehen. Von den zahlreichen Formen der Anordnung des Darmes in der Leibeshöhle, welche wir hier nicht specieller behandeln können, stellen wir einige in Fig. 114 dar.

Die Entstehung dieser Mannigfaltigkeit der Lagerung des Darmes hat man mechanisch zu erklären versucht, indem von den Arterien aus die causalen Bedingungen für die Mannigfaltigkeit bestehen sollten. Die Arterien erweisen sich überall in *Anpassung* an das von ihrem Bezirke gebotene und dadurch bestimmte Gebiet, wodurch

ihre Differenzen verständlich werden. Dass sie den Darm mechanisch in bestimmte Lage drängten, ist nirgends erwiesen und bleibt eine rohe Auffassung von Entwicklungsprocessen, denen das Mechanische gewiss nicht in der Art zu Grunde liegt, dass die Arterie je einen Theil des Darmes hervordränge. Das ist auch zu erweisen, indem eine Darmschlinge noch aus mehreren benachbarten Arterien Verzweigungen empfängt.

Fig. 114.



Anordnung des Mitteldarmes (punktirt) und des Enddarmes (Linie) verschiedener Vögel. *A* Larus. *B* Cypselus. *C* Aquila. *D* Parus. (Nach Gadow.)

Die *Schlinge des Duodenums*, an welcher auch der Vorderdarm mit einem Theile des Magens sich betheiligt, ist eine sehr alte Einrichtung, welche schon bei Selachiern und Stören angedeutet, unter Amphibien und Reptilien zum Ausdruck kommt; wenn sie auch noch nicht so scharf wie bei Vögeln sich darstellt, so ist doch dort ihr Beginn. (Für Reptilien vergl. Fig. 112 *V*, *Md.*)

Das dem Eie reichlich zugemessene, im Dottersack eingeschlossene *Dottermaterial* wird nur bei einem Theile der Vögel — den *Insessores* — vollständig oder doch größtentheils verbraucht. Bei einem anderen — den *Autophagen* — bleibt noch eine ansehnliche Dottermenge beim Auskriechen übrig und findet erst nachher Verwendung. Damit ist zugleich eine weitere Ausbildung des Darmes verknüpft, die bei den Insessores viel früher erreicht wird. Von dem Dottersack und seinem in den Darm mündenden Gange bleibt bei manchen Vögeln ein Rest als ein etwa in der Mitte der Länge des Mitteldarmes befindliches Divertikel während des ganzen Lebens fortbestehen (Schwimm- und Sumpfvögel).

Die *Schleimhaut* des Mitteldarmes ist am Beginn meist von beträchtlicher Dicke und bietet Längsfalten oder mehr oder minder langgezogene polygonale Maschen. Gegen das Ende zu sind sie oft in Zickzackform angeordnet. *Zotten* besitzen eine große Verbreitung, oft sehr ansehnlich, vom Duodenum, auch noch weiter hin, gegen das Ende zu an Länge wie an Dichtigkeit abnehmend. Sie sind bei manchen bis in den Enddarm fortgesetzt, sie zeigen sich manchmal mit zickzackartigen Falten im Zusammenhange, woraus auch eine reihenweise Anordnung der Zotten hervorgehen kann.

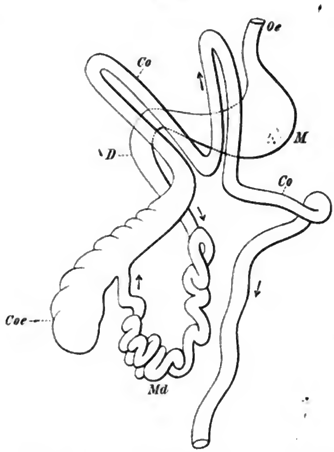
Im Gegensatze zu den Reptilien ist der Mitteldarm der Vögel mit *reichen Drüsen* versehen, die hier zum ersten Male unter den Wirbelthieren durch ihre *Menge* und *Ausbildung* eine wichtige Rolle übernehmen. Diese unter den Sauropsiden waltende Differenz steht wohl mit den größeren vitalen Energieen der Vögel im Zusammenhange, wie sie in der *Warmblütigkeit* begründet sind. Die beiden Abtheilungen der Sauropsiden sind dadurch weit aus einander gerückt, wie sehr auch sonst enge Verknüpfungen bestehen, die ja auch in dem noch nicht ganz allgemeinen Vorkommen bei Reptilien zu erkennen sind.

Die *Drüsen* der Schleimhaut sind in dicht gestellte Schläuche gesondert, ausgekleidet von Cylinderepithel (LEYDIG). Sie sind am Anfangstheile (Duodenum) am mächtigsten. Die in den unteren Abtheilungen mehr diffusen Infiltrationen von Lymphzellen sind in Form von Follikeln gesondert und finden sich im ganzen Mitteldarm zerstreut, solche haben aber auch in gehäuftem Vorkommen Verbreitung.

Über die Anordnung des Mitteldarmes s. GADOW, Jenaische Zeitschrift Bd. XIII u. XVI, sowie in BRONN's Klassen u. Ordn. des Thierreichs VI. IV. S. 701 ff.

Die Säugethiere besitzen den den Chymus vom Pylorus aufnehmenden Mitteldarm als ein ziemlich gleichmäßig weites, gewöhnlich gegen das Ende zu etwas enger werdendes Rohr, welches sich von dem in der Regel, aber keineswegs immer weiteren Enddarm absetzt und als *Dünndarm* (Intestinum tenue) bezeichnet wird. Die Ausdehnung in die Länge bietet die größten, von der Art der Ernährung beherrschten Differenzen, indem es bei carnivoren Säugethieren in der Regel kürzer als bei herbivoren ist. Das immer etwas erweiterte Anfangsstück, *Duodenum*, bildet mit dem Ende des Magens constant eine oft sehr ausgedehnte Schlinge, in deren Mesenterialstrecke die Bauchspeicheldrüse sich ausbreitet. Diese Duodenalschlinge liegt fast allgemein frei, während sie bei den *Primaten* etwas verkürzt mit ihrem Endtheile quer der Wirbelsäule sich anlagert. Der übrige Dünndarm bildet je nach seiner Längsentfaltung mehr oder minder zahlreiche Schlingen, die in einander ohne jede äußere Abgrenzung übergehen.

Fig. 115.



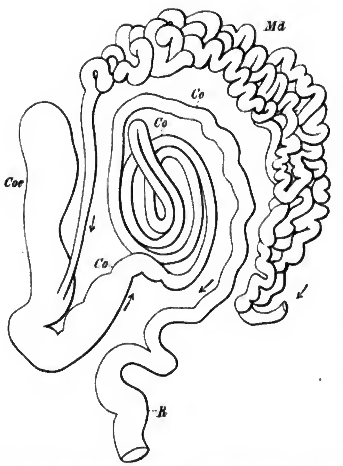
Darmcanal von Arctomys Ludoviciana. *Oe* Speiseröhre. *M* Magen. *Md* Mitteldarm. *Coe* Blinddarm. *Co* Colon. Das Colon ist mit seinen beiden Schlingen emporgeschlagen. *D* Duodenum.

Die Scheidung des Mitteldarmes in *Duodenum*, *Jejunum* und *Ileum*, wie man sie vom Menschen her auf die Säugethiere zu übertragen pflegt, ist insofern nicht durchführbar, als nur das Duodenum durch die von ihm gebildete Schlinge einigermaßen auch äußerlich charakterisirt werden kann, was bei den anderen Abtheilungen nur durch die Schleimhautstructur geschieht. Das successive Engerwerden des Mitteldarmes steht mit der Function im Zusammenhang, die, wie

allgemein, gegen das Ende hin sich mit dem Inhalt mindert. Das Duodenum ist bei manchen Säugethieren an seinem Beginn bedeutender erweitert.

Die Muscularis des Mitteldarmes behält die bereits ihm früher zukommenden beiden Schichten, nur durch die successive abnehmende Stärke verändert, was auch an der Schleimhaut besteht. In dieser Auskleidung liegt für die Leistungen die größte Bedeutung, und dabei kommen *Vergrößerungen der Oberfläche* (als Contactfläche), sowie *Drüsen* besonders in Betracht, beide wieder in allmählicher Abnahme gegen das Ende.

Fig. 116.



Darmcanal von Antilope dorcas. *Md* Mitteldarm. *Co* Colon. *Coe* Cöcum. *R* Rectum. Die Pfeile drücken die Richtung der Bewegung des Darminhalts aus.

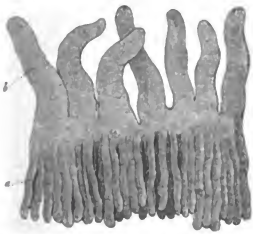
Die *Oberflächenvergrößerung* der *Schleimhaut* wird im Großen durch Falten dargestellt, welche selbständige, bei der Füllung des Darmes nicht verschwindende Erhebungen sind, die in vielartigen Formen und selbst innerhalb der einzelnen Abtheilungen in verschiedenem Verhalten sich zeigen. Bisweilen walten Längsfalten, wie bei manchen Cetaceen, während andere größere und kleinere Gruben abgrenzende Leisten und Leistchen verschiedener Ordnung darbieten (Hyperodon). Auch netzförmige Erhebungen kommen vor, bald in regelmäßiger Anordnung, bald durch in allen Richtungen sich erhebende Falten von verschiedener Ausdehnung dargestellt. Solche unregelmäßige Falten sind bei Elephas bekannt. Circuläre Falten (in dichter Anordnung bei Ornithorhynchus) sind gleichfalls verbreitet.

Im Allgemeinen trägt die Schleimhaut *Zotten* (Fig. 117 *b*), häufig von blattförmiger Beschaffenheit. Sie können auch derart combinirt sein, dass größere mit zahlreichen kleineren besetzt sind. Durch die Falten und ihren Zottenbesatz wird eine bedeutende Vertheilung des Chymus bewerkstelligt, so dass kein weiter Binnenraum erhalten bleibt. Bisweilen fehlen die Zotten und finden in den Leistenbildungen und dergl. eine Vertretung.

Für die *Drüsen* sind zweierlei Bildungen zu unterscheiden. Die einen stellen aus Ramificationen entstandene zusammengesetztere Drüsen vor, welche am Beginne des Duodenums eine kürzere oder längere Strecke auszeichnen. Diese acinösen Gebilde (*Brunnersche Drüsen*) sind bei Herbivoren zahlreicher als bei Carnivoren ausgebildet (MIDDELDORPF). Bei Monotremen bilden sie einen starken *Ring* dicht am Pylorus; ebenda

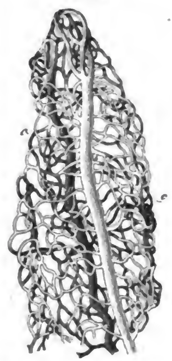
aber schwächer, auch bei Marsupialien. Die zweite Form, im ganzen Mitteldarm verbreitet, ist schlauchartig, wie schon bei den Vögeln bedeutend in die Länge gestreckt, meist einfach, zuweilen auch getheilt: *Lieberkühn'sche Drüsen* (Fig. 117 *a*). Sie werden sehr unzweckmäßig in neuerer Zeit als »Krypten« bezeichnet, welche Benennung nur für die ersten Anfänge von Drüsen gelten kann. Ihr Secret ist für die Dünndarmverdauung wichtig (Succus entericus). Die Schleimhaut ist Trägerin sehr reicher *Blutgefäße*, welche an der Oberfläche ihre

Fig. 117.



Dünndarmschleimhaut der Katze in senkrechtem Durchschnitt. *a* Lieberkühn'sche Drüsen. *b* Darmzotten. Schwache Vergrößerung. (Aus Frey.)

Fig. 118.

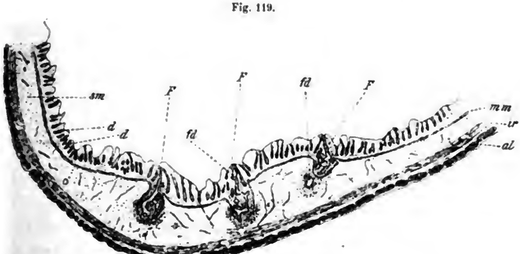


Darmzotte von Lepus timidus mit injicirten Blutgefäßen. *c* Capillarnetz. Die Arterie *a* ist dunkler, die Vene *b* heller gehalten. (Aus Frey.)

feinsten Ramificationen besitzen, besonders an den Zotten, wie aus Fig. 118 zu ersehen ist.

Die den Darm durchziehenden *Lymphbahnen* stehen im Mitteldarm in Beziehung

Fig. 119.



Querschnitt des Darmes von Echidna setosa mit einem Peyer'schen Follikelhaufen. *F* Follikel. *fd* Follikeldrüsen. *al* äußere Längsmuskelschicht. *tr* innere Ringmuskelschicht. *sm* Submucosa. *mm* Muscularis mucosae. *d* Lieberkühn'sche Drüsen. (Nach Klaatsch.)

zu Anhäufungen von Lymphzellen im Bindegewebe, und daraus gehen auch bedeutendere, dem bloßen Auge imponirende Massen hervor, nach der Menge der Zellen

verschiedenen Umfangs. Man nennt sie *Lymphfollikel* oder *Knötchen* (Noduli). Solche kommen schon bei Vögeln vor, bei manchen sind sie in gehäuftem Zustande wahrgenommen. Erst bei den Säugethieren werden die gehäuften Follikel als *Peyer'sche Drüsen* benannt (*Agmina Peyeri*), durch ihre Menge von größerer Bedeutung. Dass in die Follikel der Agmina bei Monotremen (Echidna) je eine stärkere Darmdrüse sich einsenkt, ist eine sehr wichtige Beobachtung (Klaatsch), welche uns beim Lymphgefäßsystem nochmals interessiren wird.

Die Lymphfollikel in der Schleimhaut des Mitteldarmes finden sich in der Regel im letzten als Ilorn benannten Abschnitte längs der der Mesenterialverbindung entgegengesetzten Seite zu den Agmina vereint, manchmal ganz am Ende in der Nähe des Cöcums, von welchem sie ausgehen (s. unten). Die Follikel durchsetzen mehr oder minder die Schleimhaut bis dicht an die Oberfläche, unter Verdrängung der Drüsen. Die Zahl der an der Zusammensetzung eines Haufens betheiligten Drüsen ist sehr verschieden, wie sie es auch beim Menschen ist, doch ist die Schwankung, wie jene der Agmina, um Vieles bedeutender. Innerhalb eines Agmen kommt häufig eine Vereinigung zwischen den einzelnen Follikeln vor, deren Selbständigkeit dadurch mehr oder weniger verloren geht (wie z. B. beim Kaninchen). Den Follikeln kommt überhaupt nicht eine Selbständigkeit zu, da sie der äußeren Abgrenzung entbehren, mögen es solitäre oder aggregirte sein.

Über diese Organe siehe man außer den histolog. Büchern auch Oppel (op. cit.). Bezüglich Echidna: Klaatsch, Über die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques. Morph. Jahrb. Bd. XIX.

Vom Enddarm.

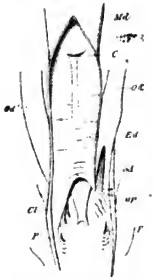
§ 297.

Die wichtigsten Functionen des Darmsystems sind mit dem Mitteldarm beendet, und der letzte Abschnitt des Darmcanals beginnt mit unbedeutenden Anfängen. Er ist eine kurze, oftmals vom Mitteldarm wenig unterschiedene Strecke, welcher von den Verrichtungen des Darmcanals ursprünglich wohl nur die Ausleitung der Fäcalmassen zukommt. Dieser minderwerthigen Leistung der Ausfuhr unbrauchbaren Materials entspricht wohl die geringe Entfaltung, die in den niederen Abtheilungen obwaltet.

Die Abgrenzung der Enddarmstrecke vom Mitteldarm giebt sich bei den Fischen häufig nur durch eine Verschiedenheit der Schleimhaut zu erkennen, so bei den *Cyclostomen*, deren kurzer Enddarm bei Petromyzon durch das Fehlen der großen Längsfalte unterschieden ist. Bei den *Selachiern* bietet er, in die Cloake fortgesetzt, gleichfalls eine bedeutende Kürze, allein es beginnen von da aus an ihm mancherlei Differenzirungen. Die Abgrenzung gegen den Mitteldarm geht von letzterem aus, indem bei voller Entfaltung der Spiralklappe, wie z. B. bei den Notidaniden, diese Klappe mit einer queren Falte den Mitteldarm abschließt. Aus einer solchen bei Rückbildung der Spiralklappe bestehen bleibenden Einfaltung geht vielleicht die scharfe Grenzstelle hervor, welcher wir später begegnen. Eine neue Erscheinung ist ein in die hintere Wand des Enddarmes der Selachier mündendes *fingerförmiges Organ* (Fig. 90 *C*, *x*), dessen Wandung auf einem ansehnlichen

terminalen Abschnitte mit Drüsen besetzt ist. Den Chimären fehlt es, dagegen liegen dieselben Drüsen an der, der Einmündestelle des Schlauches bei Selachiern entsprechenden Stelle des Enddarmes (Leydig). Die durch eine Art Ausführgang vermittelte Mündung des Schlauches (Fig. 120 *C*) entspricht genau dem Anfange des Enddarmes, indem sie dem Ende der Spiralklappe gegenüber sich findet, so dass das Secret mindestens der ganzen Enddarmstrecke zugetheilt wird. In diesem Organ besteht wohl der Anfang des bei den höheren Abtheilungen erscheinenden Cöcums (Howes).

Fig. 120.



Enddarm und Cloake von Acanthias vulgaris, von vorn geöffnet. *Md* Mitteldarm. *Ed* Enddarm. *Cl* Cloake. *Od*, *Od'* Oviducte. *C* Mündung der fingerförmigen Drüse. *up* Ende derselben. *P*, *P'* Uretermündung.

Den *Ganoiden* und *Teleostei* fehlt dieses Gebilde und in der Regel auch die präcisere Abgrenzung gegen den Mitteldarm, allein zuweilen ist der Beginn des Enddarmes bei Teleostei durch eine Falte ausgezeichnet, und sehr allgemein kennzeichnet ihn eine andere Beschaffenheit der Schleimhaut. Auch die Verschiedenheit des Calibers, bald größere Enge, bald eine schwache Erweiterung, wie diese auch unter den Ganoiden besteht (Fig. 89), dient zuweilen als Auszeichnung. Die Erweiterung des Enddarmes ist bei einiger Länge nicht selten unter den Knochenfischen, in welcher Hinsicht ich auf Fig. 91 verweisen will.

Die *fingerförmige Drüse*, wenig passend auch als Glandula supra analis bezeichnet, besitzt nach Umfang und Länge manche Verschiedenheiten. Sehr lang ist sie bei Heptanchus und Acanthias, dick ist ihr drüsiger Abschnitt bei Laemargus. Bei Raja setzt sich das Enddarmlumen trichterförmig in den Ausführgang fort, während letzterer in der Regel eine Strecke weit der hinteren Darmwand angeschlossen zur Mündung vorwärts verläuft.

Über den Bau des bis jetzt noch ziemlich räthselhaften, wohl aus einer Sonderung von Drüsen hervorgegangenen Organs s. Leydig, Beiträge z. mikr. Anat. der Rochen und Haie. Leipzig 1852. Über die Ontogenese: Blanchard, Mittheil. d. embryolog. Instituts in Wien, Heft 3. Differente Formen bei Howes, On the Intestinal Canal of the Ichthyopsida. Linn. Soc. Journal Zoolog. Vol. XIII. Ebenda ist auch die Auffassung als *Beginn einer Cöcalbildung*, auf welche auch von mir hingedeutet wurde 1869, näher und mit vieler Umsicht begründet.

Das Fehlen eines Blinddarmes am Beginne des Enddarmes bei Ganoiden und fast allen Teleostei — nur bei Box besteht eine solche hierher beziehbare Bildung — ist keine Instanz gegen die von Howes begründete Deutung des Organs der Selachier. Wie unzureichend oft unsere aus Reihen von Formen durch die Vergleichung zu schöpfenden Erfahrungen sind, lehrt das Vorhandensein von Appendices pyloricae bei Laemargus. Wie uns hier alle Übergangszustände zu den anderen Selachiern unbekannt sind, so bleiben wir auch ohne Aufschlüsse über Formzustände die zunächst im Bereiche der Fische aus der fingerförmigen Drüse entstanden sind.

In den Verhältnissen der Schleimhaut des Enddarmes der Teleostei bestehen ähnlich wie am Mitteldarm bedeutende Verschiedenheiten, aus denen jedoch zumeist ein anderes Verhalten als am Mitteldarm hervortritt. Ringförmige Falten kommen

bei den Salmonen vor. Auch Zotten sind bei manchen Knochenfischen beobachtet. S. RATHKE, l. c.

Eine schärfere Sonderung des Enddarmes beginnt bei den Amphibien. Indem reichlichere Mengen festeren Kothes sich im letzten Darmabschnitt ansammeln, erhält der letztere sowohl eine größere Weite, als auch eine stets deutliche Abgrenzung vom Mitteldarm. Er bewahrt den ursprünglich dem gesammten Darmcanal zukommenden Verlauf, daher ward er als »*Rectum*« bezeichnet, obschon er einem viel größeren Darmabschnitte als dem bei den Säugethieren so benannten entspricht. Bei den Urodelen (Fig. 111*r*) bildet er schon einen ziemlich langen Darmtheil, kürzer ist er bei den Anuren. Wie der Mitteldarm sich scharf gegen diesen Abschnitt absetzt und mehr oder minder deutlich einen faltenförmigen Vorsprung bildet, so ist auch in der Structur der Wand des Enddarmes manches Besondere zu beobachten, auch an der Schleimhautauskleidung die Grenze gegen den Mitteldarm ausgeprägt. Die Ausdehnung des Enddarmraumes nach vorn, und dorsal lässt einen *blinddarmartigen* Abschnitt erscheinen, welcher zuweilen sehr deutlich ist (Salamandra).

Er entspricht in der Lage genau der fingerförmigen Drüse der Selachier, und es ist nicht ungerechtfertigt, darin einen beiderlei Bildungen verknüpfenden Umstand zu sehen. Aber die bei Selachiern sehr wohl gesonderte Bildung ist hier größtentheils in den Enddarm aufgenommen und erscheint damit auf regressivem Wege, wie sich denn auch in dem Umfange des Cöcums zahlreiche individuelle Schwankungen darbieten, bis zu gänzlichem Mangel, wie er bei manchen Amphibien besteht.

Die geringe Ausbildung dieses *Cöcum* bei Amphibien ist, im Vergleich mit dem fingerförmigen Organe der Selachier, ein rudimentärer Zustand, und wird aus dem gesammten Organismus der Amphibien, resp. der relativ wenigen noch lebenden Formen leicht verstanden. Auch in vielen anderen Punkten ist hier die große Lücke in der phylogenetischen Stufenfolge constatirbar. Dass aber jenes Cöcum der Amphibien nicht ausschließlich auf mechanischem Wege, durch bloße Ausbuchtung der Wand des Enddarmes in jener Richtung entstand, ist aus dem Umstande zu entnehmen, dass jenes Cöcum in der Mesenterialplatte liegt und dass sich füllende und dadurch ausgedehnte Darmtheile sich stets *nach vorn* drängen. Bei der Entstehung des Cöcums aus einer mechanisch erfolgten Ausbuchtung wäre seine Lage nur vorn zu erwarten.

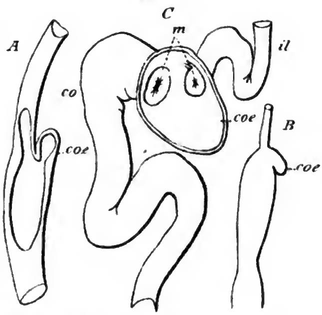
Faltenbildungen der Schleimhaut fehlen dem Enddarm nicht, zuweilen sind sie sehr beträchtlich. Auch *Drüsen* sind vorhanden, meist in der ganzen Ausdehnung, aber doch in einiger Verschiedenheit von jenen des Mitteldarmes.

Ein Theil der Reptilien schließt sich bezüglich des Enddarmes an die Amphibien an, während bei anderen eine Weiterbildung dieses Abschnittes Platz gegriffen hat. Häufig ist er durch größere Weite, wie schon bei Amphibien, ausgezeichnet, daher denn als *Dickdarm* vom Mittel- oder *Dünndarm* unterschieden. So ist der Enddarm bei vielen Eidechsen von bedeutender Kürze, auch bei Schildkröten bei größerer Weite (Trionyx), ähnlich wie auch bei Crocodilen. Eine Trennung in einzelne (2—3) erweiterte Abschnitte wird von manchen Schlangen angegeben.

Bei größerer Länge verlässt der Enddarm seinen sonst gestreckten Verlauf, wobei die gekrümmte, zuweilen sogar Schlingen bildende Strecke als *Colon* sich kund giebt (Fig. 121 *C.co*). Dabei wird auch der Füllungszustand des Enddarmes von Belang sein. Solche Zustände finden sich bei den Lacertiliern, welche in der Ausbildung des Enddarmes die bedeutendste Verschiedenheit aufweisen. Bald ist nur sein Anfangsstück abgeknickt (Lacerta), bald bildet er eine Schlinge (Agama), die auch bei *Hatteria* besteht. Die bedeutendste Entfaltung besitzen die Monitoren. Allgemein scheint die Grenze gegen den Mitteldarm durch eine Ringfalte gegeben zu sein, welche nicht selten zu einer Klappe sich gestaltet.

Überaus mannigfaltig sind die *Blinddarmbildungen*, welche den Crocodilen gänzlich fehlen, dagegen in den anderen Abtheilungen, wenn auch nichts weniger als allgemein vorkommen. Wir sehen darin nicht sowohl neu entstandene Darmtheile, als vielmehr recht alte Einrichtungen, für welche die »*fingerförmige Drüse*« am Enddarm der Selachier als Anfang in Anspruch zu nehmen ist (s. oben). Dass bei Amphibien der Blinddarm fehlt oder wohl in den Enddarm aufging, ist bei einer in kleineren Resten erhaltenen Abtheilung nicht befremdlich. Bei den Lacertiliern zeigt der Blinddarm noch manches an primitive Befunde Erinnerndes (Ascalaboten). Von Bedeutung ist die bei manchen Lacertiliern vorhandene *schärfere Sonderung vom Enddarm*, in welcher er mit einer verengten Strecke einmündet, wie bei Iguana (Fig. 121 *C*, *m*). Darin darf wohl ein Anklang an den primitiveren Zustand erblickt werden, um so mehr, als sich solche Befunde auch rudimentär erhalten (Grammatophora), während in anderen Fällen wieder eine Assimilirung an den Enddarm derart eingetreten ist, dass er nur als eine allerdings durch dickere Schleimhaut ausgezeichnete Ausbuchtung derselben erscheint (Monitoren). Aber auch in diesem Falle umzieht eine Schleimhautfalte die Mündung und deutet auf eine primitive größere Sonderung hin. Das specielle Verhalten des *Blinddarmes* führt von der herrschenden Vorstellung einer bloßen Aussackung des Enddarmes ab und bringt uns einer größeren Werthschätzung dieses Theiles näher. So zeigt seine Stellung (Fig. 121 *B*, *coe*) in Besonderheit Bronchocela; und wenn er auch sonst durch die Richtung äußerlich nicht abweicht, so kann er doch innerlich durch scharfe Grenzen markirt sein (*A*, *coe*), so dass die Darmwand den Ausschlag giebt (Hydrosaurus).

Fig. 121.



Enddarm von Lacertiliern. *A* von Hydrosaurus, *B* Bronchocela, *C* Iguana tuberculata. *m* Mitteldarm. *coe* Cöcum. *co* Colon. *il* Ileum.

Endlich tritt er auch in völlig selbständiger Abgrenzung auf (*C*, *coe*), und sowohl der Mitteldarm als auch der Enddarm besitzen in ihm besondere Mündungen (Iguana). Die Selbständigkeit des Blinddarmes hat damit ihren lautesten Ausdruck, und wir gelangen dadurch zu jenem Organ, welches die Selachier als fingerförmige Drüse besitzen, als der Darmwand ursprünglich fremd, aber durch die Verbindung damit zu bleibendem Werthe erhoben.

Unter den Schildkröten ist das *Cöcum* bei Testudo verbreitet. Den Cheloniern, deren Mittel- und Enddarm wenig deutlich von einander geschieden sind, fehlt es. Ein Blinddarm besteht ferner bei engmäuligen Schlangen, selten bei den Eurystomata (Python). Allgemein scheint ein Blinddarm den Amphisbänen zuzukommen. Sehr umfänglich, sogar den Magen übertreffend, ist er bei Iguana.

Die *Muscularis* des Enddarmes ist meist stärker als jene des Mitteldarmes. Auch *Drüsen* kommen der Schleimhaut zu, sollen aber manchen Schildkröten fehlen. Wir lassen dahingestellt, ob die Enddarmdrüsen dieselben seien, wie jene des Mitteldarmes, was manchmal angegeben wird.

Über d. Blinddarm d. Reptilien s. TIEDEMANN im Deutsch. Arch. f. Anat. u. Phys. III.

Aus der Form der »*Koprolithen*« der *Ichthyosaurier* pflegt man zu folgern, dass sie einer Spiralfalte des Darmes ihre Entstehung verdanken. Da aber jene Gebilde doch nur im Enddarm geformt sein können, müsste die Spiralfalte diesem Abschnitte zugetheilt gewesen, somit ohne alle directe Beziehung zur Spiralklappe der Selachier sein. Da wir von lebenden Formen keine derartige Anpassung des Enddarmes kennen, bleibt nur die Annahme einer secundären Organisation des Enddarmes jener fossilen Saurier bestehen.

Was die transitorischen Falten im Enddarme von Cöcilien (Siphonops) betrifft, so ist deren Beziehung auf die Spiralfalte der Fische (SARASIN) desshalb ausgeschlossen, da es ja *zwei* einander gegenüberstehende Vorsprünge sind. Dass in den Koprolithen differente Gebilde vorliegen, hat LEYDIG (Saurier, S. 172) hervorgehoben, wobei er die eine von Reptilien herstammende Art vorzüglich aus Hornmassen und die Falteneindrücke von der Cloakenschleimhaut ableitet, indess er die Koprolithen mit Spiraleindrücken als echte Kothmassen nimmt und von Fischen ableitet.

Wenn auch noch bei den Vögeln durch den fast allgemein geraden Verlauf des Enddarmes und seine geringe Länge ein Anschluss an die Reptilien besteht, so erreicht er doch niemals eine gegen den Mitteldarm so stark contrastirende Weite, da er nicht mehr bloß der Ansammlung von Dejectionsmaterial dient. Er tritt vielmehr, wie der Bau seiner Wandungen bezeugt, auf eine höhere Stufe der Leistung, indem die ihm vom Mitteldarm übergebenen Substanzen in ihm nochmals Veränderungen erleiden. Darauf verweisen auch die seinen Beginn bezeichnenden *Blinddärme*, welche nur in wenigen Abtheilungen (Spechten, Cypseliden, Papageien etc.) fehlen oder rudimentär sind. Einen kurzen einfachen Anhang bildet der Blinddarm der Reiher (Fig. 113 *c*) und weniger anderer Vögel (Podiceps, Plotus etc.). In der Ausbildung der sonst in der Regel paarigen Coeca an Länge und Weite besteht ein gewisser Zusammenhang mit jener des Enddarmes selbst, dessen kürzere Formen auch die Blinddärme von geringer Größe besitzen. Der Einfluss des Nahrungsmaterials hat auch hier noch seine Geltung, denn die Fleischfresser zeigen einfachere Zustände als Omnivore, und bei den von Vegetabilien lebenden begegnen wir am Enddarm und Blinddärmen der

bedeutendsten Ausbildung. So bleibt der Enddarm, im Ganzen betrachtet, innerhalb gewisser Grenzen, die er nur einmal überschreitet, und zwar beim afrikanischen Strauße, wo er einen sehr bedeutenden (7—8 m) Abschnitt vorstellt. Damit wird schon bei den Vögeln ein Zustand geschaffen, der auf einer umfänglicheren Änderung der Functionen des Darmcanals beruhen muss, wie sie erst bei den Säugethieren allgemein zur Geltung gelangt.

Wie sich der paarige Blinddarm zum einfachen verhält, ergiebt sich bei genauerer Prüfung des paarigen. Während bei manchen derselben keine auf eine ursprüngliche Einheit zielende Andeutung vorkommt und beide in streng bilateralen Mündungen sich zeigen, wie das als Regel erscheint, so ist doch zuweilen eine *Näherung der Mündungen* bemerkbar, und man beobachtet auch äußerlich an der Muskulatur eine Zusammengehörigkeit (Struthio), daher hier eine gemeinsame Mündung angedeutet ist, so dass man die Annahme einer Entstehung aus einem einzigen Blinddarm als nicht rein in der Luft schwebend betrachten, sondern auf Thatsachen stützen kann. Das sind außer jenen Spuren auch die einheitlichen Zustände, wie sie oben genannt sind und auch mit anderen Sauropsiden im Einklang stehen.

Am Übergange des Mitteldarmes in den Enddarm bildet ein kreisförmiger Vorsprung die Grenze. Nur selten ist dieser zu einer wirklichen *Klappe* ausgebildet, am regelmäßigsten bei größerer Weite des Blinddarmes.

Die *Blinddärme* sind am ansehnlichsten bei den Lamellirostres, bei den Rasores, bei Struthio, Rhea und Apteryx. Bei Struthio sind sie an der Mündung vereinigt. Sie zeigen sich nicht immer von gleichmäßiger Weite. Oft sind sie keulenförmig gestaltet mit engerem Anfangstheile, zuweilen mit partiellen Einschnürungen versehen (Rhea und Struthio), sogar mit einer Art von Haustra bei größerer Weite (Chauna). Da sie im Zustande der Ausbildung in der Aufnahme von Darmcontentis mit dem Enddarm concurriren, oft noch bedeutendere Massen als dieser selbst zu bergen vermag. aufnehmen, stellen sie wichtige Anhänge vor. Auch *Reductionen* finden sich vielfach. Sie können auf kurze papillenartige Anhänge beschränkt sein (Parus), oft auch bei einzelnen Familien gänzlich vermisst werden (Spechten u. a.).

Ob das Vorhandensein eines einzigen aus dem Verlust eines zweiten entstand, lassen wir dahingestellt sein, denn es kann auch dem primitiven Zustand entspringen. Auch das seltene Vorkommen von dreien ist vielleicht ebendaher ableitbar.

Ihre Schleimhaut bietet Oberflächenvergrößerungen, meist in Form von Längsfalten oder solchen in Verbindung mit schrägen Falten. Eine spiralige Falte durchzieht bei Struthio die Blinddärme mit gegen 20 Windungen, die dann auch äußerlich als die erwähnten Einschnürungen zum Ausdruck kommen. Wie der Anfang des Enddarmes trägt die Schleimhaut der Blinddärme noch einen Zottenbesatz (z. B. Hühner, Schwan). In den zottenlosen Strecken der Blinddärme wird bei manchen Vögeln auch Wimperepithel getroffen (EBERTH).

§ 268.

Der in den niederen Abtheilungen, selbst bei fast allen Vögeln noch kurze Enddarm nimmt bei den Säugethieren bedeutend an Länge zu und entfaltet sich zu einem ansehnlichen Abschnitt des Darmrohres, welcher sogar den Mitteldarm an Länge übertreffen kann. Dadurch steigt seine Bedeutung, und es kommt zu einer Erhöhung der Function des gesammten Darmes, wenn er auch mit

der des Mitteldarmes keineswegs wetteifert. Von diesem auch meist durch größere Weite unterschieden, stellt er den *Dickdarm* vor, welcher nur in seiner letzten Strecke den ursprünglich geraden Verlauf beibehielt und hier *Rectum* benannt ist, indess der übrige Dickdarm das *Colon* bildet. An dessen Beginn befindet sich wieder ein Blinddarm, *Cöcum*. Auf diesem bedeutenden Zuwachs des Weges durch den Darmcanal erfahren die allmählich in Koth umgewandelten Darmcontenta noch weitere Veränderungen, deren Wichtigkeit und Umfang zum Theil schon aus der Ausbildung des Colon und des Cöcum sich erweist. Diese Differenzirung greift jedoch erst innerhalb der Classe der Säugethiere Platz, denn wir begegnen da auch niederen Zuständen, in welchen der gesammte Dickdarm von geringer Länge ist. So bei Prosimiern (Tarsius), den Monotremen und manchen Beutelthieren.

Wie an den Verhältnissen des Magens, so ist auch für das Colon und Cöcum die Qualität und Quantität der aufgenommenen Nahrung von maßgebender Bedeutung, die sich besonders am Cöcum ausspricht. Das Colon ist kürzer bei Fleischfressern und ebenso zeigt sich das Cöcum von geringem Umfang, manchmal gänzlich rückgebildet, indess es bei Herbivoren, unter bedeutender Ausbildung des Colon, bald an Länge, bald an Weite, bald in beiden Beziehungen zu einem mächtigen Darmabschnitt gestaltet ist. An der Einmündung des Ileum in den Dickdarm findet sich in der Regel eine *Klappvorrichtung* (*Valvula ileo colica*), welche im Allgemeinen aus einer Einsenkung der Dünndarmwand in das Lumen des Dickdarmes hervorgeht und sehr verschiedene Befunde darbietet. Durch sie wird ein Rücktritt des Dickdarminhaltes in den Dünndarm verhindert. Die Klappe ist aus einer Falte entstanden, welche nicht bloß der Schleimhaut, sondern der ganzen Darmwand angehört.

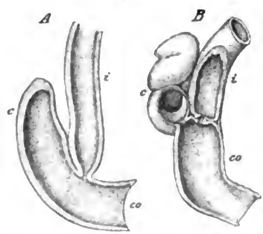
Von den bei den Sauropsiden gesehenen Befunden bietet sich im Cöcum der Säuger nichts zum directen Anschlusse, vielmehr erscheint Vieles, was auf tiefer stehenden Zusammenhang verweist. Da ist bei den *Monotremen* mit der geringen Volumsentfaltung die schärfere Begrenzung gegen den Enddarm, die innerlich durch eine ringförmige Klappe sich ausspricht (Echidna); auch Unregelmäßigkeiten der Wandung und eine bedeutende Entfaltung des lymphoiden Apparates in der Schleimhaut lassen auf eine Selbständigkeit schließen (Ornithorhynchus), so dass wir im *Cöcum* keineswegs eine bloße Ausbuchtung des Colons erblicken dürfen, wie solche auch in entfernteren Zuständen sich ausdrücken mag. Wir dürfen daher nur der *fingerförmigen Drüse* der *Selachier* gedenken, die sich als alte Urform hier erhalten hat, wie groß auch die Veränderungen des übrigen Darmes sich darstellen. Von Bedeutung ist auch, dass in der Schleimhaut des Cöcums viel Gemeinsames mit jener des Mitteldarmes besteht, wie ja auch bei Echidna Follikelhaufen in den Mitteldarm sich fortsetzen und vom Cöcum ausgehende andere Veränderungen des Lymphapparates zum Mitteldarm ihren Weg nehmen.

Das Cöcum tritt damit in engere Beziehung zum Mitteldarm und verliert den Anspruch auf eine Zuweisung zum Enddarm bei Säugethieren viel mehr als aus der Vergleichung mit Sauropsiden oder aus der bloßen Berücksichtigung der

Placentalier hervorgehen möchte. Znm mindesten gründet sich anf jene Befunde die Eigenthümlichkeit der Stellung dieses Darmtheiles und damit anch die Vergleichung mit dem Organ der Selachier, wenn auch dabei die weite Entfernnng in Beachtung bleiben muss. Unansehnlich bleibt das Cöcum noch bei *Marsupialiern*, deren sarcophager Abtheilung es verloren geht, wie auch bei vielen *Placentaliern*.

Eine fernere Eigenthümlichkeit des Blinddarmes liegt in der in sehr differenten Abtheilungen der Säugethiere auftretenden *Reduction seines freien Endes* zu einem Anhange: Appendix vermiformis. In dieser erhält sich das Charakteristische der Schleimhaut am vollständigsten, so dass dieser Anhang, wie er der vom ganzen Blinddarm zuerst entstehende Theil ist, auch den ältesten vorstellt. Er entspricht dem gesammten Blinddarm der Monotremen. Dass der Anhang als ein nicht in Gebranch gezogener Theil des Blinddarmes entstand, könnte so lange gelten, als man die Befnnde des continnirlichen Anschlusses (vergl. Fig. 122) nicht beachtet, wo die Füllung des Cöcums auch dessen blindes, eben den Anhang repräsentirendes Ende mitfüllt, den Appendix. Damit widerlegt sich die mechanische Erklärung der Entstehung des Appendix, und dieselbe muss als ein *ererbtes Gebilde* angesehen werden, mag die scharfe Abgrenzung vom übrigen Cöcum fehlen oder vorhanden sein. In beiden Fällen ist es wohl zu einer *im Anschlusse an den ältesten Zustand* erfolgten Nenbildung gekommen, dem größten Theile des Blinddarmes, welcher bei den Placentaliern in so bedentender Variation seines Volums erscheint. Ob die Erhaltung einer Klappe an der Mündung des Blinddarmes sicher den primitiven Zustand ausdrückt, ist eine nur mit genaner Kenntnis anch des Schleimhautverhaltens zu entscheidende Frage.

Fig. 122.

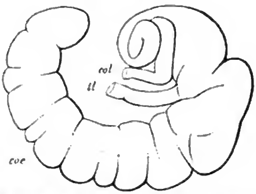


Cöcum *A* von Felis catus, *B* von Canis familiaris mit der Mündestelle in den Enddarm. Durchschnitte. *i* Mitteldarm. *co* Colon. *c* Cöcum. Die bei *B* im Cöcum sichtbare Falte gehört einer Ausbuchtung des Cöcums an.

So sehen wir bei Canis, dass der mehrmals gekrümmte Blinddarm (Fig. 122 *B*, *c*) etwas entfernt von einer Valvula ileocolica vom Colon dnrch eine Klappe (in der Figur im Durchschnitt) getrennt wird (Valvula coeco-colica). Ein solcher Znstand gilt als der primitivere, in *welchem der Blinddarm eine ererbte Selbständigkeit* besitzt. Außer bei Canis nnterstützen auch bei manchen anderen Mammalien entsprechende Befunde jene Anffassung. Der vollkommene Anschluss des Cöcums an das Colon (Fig. 122 *A*) lässt die ursprüngliche Klappe verschwinden und giebt dem Cöcum den Anschein der Unselbständigkeit, indem es in der Regel wie aus dem Colon entstanden erscheint. Wenn zwei als nahe verwandt geltende Placentaliergattungen im

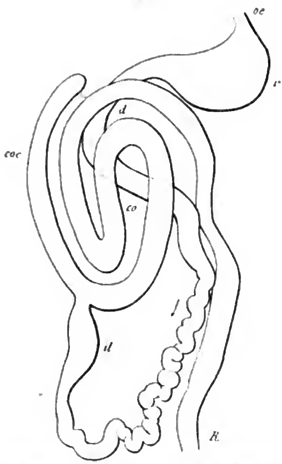
Cöcum so wichtige Verschiedenheiten zeigen, so wird doch bei Canis die auch in vielen anderen Punkten viel ältere Organisation zu beachten sein.

Fig. 123.



Enddarm von Cricetus. *il* Ileum. *coe* Cöcum. *col* Colon (zum Theil eingerollt).

Fig. 124.



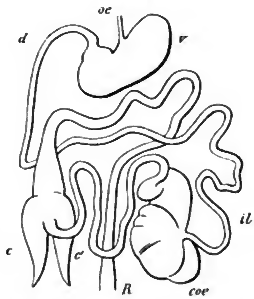
Darmcanal von Stenops gracilis. *oe* Speiseröhre. *V* Magen. *d* Duodenum. *il* Ileum. *co* Colon. *coe* Cöcum. *R* Rectum.

Das Colon, gegen welches das Rectum immer einen unbedeutenden Darmabschnitt vorstellt, ist häufig nur wenig weiter als der Dünndarm und zeigt auch in der Regel nur geringe Verschiedenheit der Weite auf seinen einzelnen Strecken. Wo ein umfängliches Cöcum besteht, setzt sich dessen Weite auch auf den Beginn des Colons mehr oder minder lang fort (Nager [Fig. 123], Ungulaten). Auch die bei Omnivoren und Herbivoren erfolgende Bildung der Haustra geht vom Blinddarm aus und setzt sich verschieden weit auf das Colon fort. Sie kommt besonders bei Nagern, Perissodactylen und Schweinen vor, wobei aber Strecken in der Länge des Colons einfach bleiben. Unter den Primaten ist die Haustrabildung bei den Katarrhinen allgemein. Gegen das Rectum zu geht sie verloren, indem hier die Längsmuskelbänder wieder zusammenschließen.

Bei den beträchtlichen Unterschieden der *Länge des Colons* ergeben sich auch sehr differente Zustände seiner Lage in der Bauchhöhle. Bei bedeutender Kürze bietet es nur geringe Krümmungen oder bildet eine einzige Schlinge. Deren beide Schenkel lagern entweder neben einander oder sie sind in der Bauchhöhle ausgebreitet. An den letzteren Zustand knüpfen die Primaten an. Zunehmende Länge vermehrt die Zahl der Schlingen oder lässt eine andere Disposition entstehen. Mehrfache Schlingen ergeben sich am Colon von Nagethieren. Die nach rechts gewendete Schlinge beginnt mit dem Cöcum, die nach links sehende setzt sich in das Rectum fort (Fig. 124). Zu einer anderen Art der Anordnung führt

die Verlängerung des Colon durch Auswachsen der ersten ursprünglichen Schlinge in eine Spirale. Ähnliches kommt schon bei manchen Prosimiern vor, wie die beistehende Figur von Stenops gracilis darstellt. Man kann sich hier vorstellen, dass die beträchtlich verlängerte Colonschlinge nach rechts zu umgebogen ist. Bei den paarzehigen Ungulaten findet sich das noch viel längere Colon in ähnlicher Lagerung, die weniger bei den Schweinen, mehr bei den Wiederkäuern durch zahlreiche Windungen sich complicirt (Fig. 124). Aus dem Cöcum fortgesetzt bildet das Colon mit seinem noch weiteren Theile eine Schlinge, um dann als ein etwas engeres Rohr in eine sehr lange, aber *spiralig eingerollte* Schlinge sich fortzusetzen. Der proximale Schenkel der Schlinge nimmt in dieser Anordnung jeweils die innere, der distale Schenkel jeweils die äußere Lage in den einzelnen Umgängen ein. Aus dem äußersten löst sich die Endstrecke des Colon in verschiedenartigem Verlaufe und setzt sich zum Rectum fort (Fig. 124 *R*).

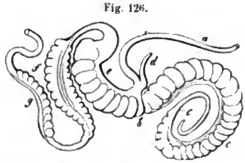
Fig. 125.



Darmcanal von Hyrax capensis. Bezeichnung wie vorher. (Nach Flower.)

Für die *Weite* des Colons besteht zwar eine gewisse Gleichmäßigkeit als Regel, allein es fehlt auch hier nicht die wahrscheinlich durch den Inhalt bedingte Variation, die an der Wandung sich kund giebt. Solchen Zuständen begegnen wir z. B. bei Nagern, deren einige mehrmals einen Wechsel des Calibers zeigen können. In Fig. 126 alterniren drei bedeutendere Strecken (*e*, *f*, *g*) mit ebensovielen schwächeren. Noch auffallender sind blinddarmartige, wie Anhänge des Colons erscheinende Einrichtungen. Hyrax zeigt das Colon vom mächtigen Cöcum (Fig. 125 *coe*) in eine schwächere Strecke übergehend, auf welche dann wieder ein bedeutend erweiterter Abschnitt folgt (Fig. 125), mit zwei sich verjüngenden Blinddarmanhängen ausgestattet. Erst allmählich geht der weite Abschnitt wieder in einen engeren, zum Rectum fortgesetzten über (*c*, *c*). Dieses bei Säugethieren keinerlei Vermittelungen darbietende Verhalten ist dennoch lehrreich, denn wir vermögen daraus zu erkennen, wie viel uns von der Organisation untergegangener Thiere verschwunden ist.

Fig. 126.



Blinddarm und Colon von Lagomys pusillus. *a* Dünndarm. *b* Einmündung des größeren (*c*) und des kleineren (*d*) Blinddarmes. *e*, *f*, *g* Divertikel des Colons. (Nach Pallas.)

An die *Muskulatur* der Darmwand ist auch die schon berührte Divertikelbildung geknüpft. Diese bietet in vielen Fällen Eigenthümlichkeiten, welche den

Dickdarm vor dem Dünndarm auszeichnen. Sie bestehen in einer *Sonderung der Längsmuskelschicht* in einzelne Längsstreifen (1—4), zwischen denen die ausgedehntere Ringmuskelschicht mit Buchtungen (*Haustra*) hervortritt (vergl. Fig. 126). Diese Bildung leitet sich wohl von häufiger praller Füllung ab, wodurch, besonders bei etwas festerer Consistenz des Inhaltes, die Längsmuskelschicht in *Streifen* (*Taeniae musculares*) aufgelöst wird und dann die Ringmuskulatur vortreten lässt, und indem sie im Ganzen länger wird als die äußere Längsschicht, jene Buchtungen bedingt.

Die Haustrabildung ist sehr verschieden, wenn sie auch wohl stets in der gleichen Weise zu Stande kommt, durch mechanische Einwirkung der Contenta auf die Muskulatur der Darmwand. In dem Verhalten der Muskeltänien ergiebt sich jene Verschiedenheit. So sind in Fig. 126 die Haustra nur einseitig und entsprechen damit auch der Einseitigkeit der gegenüber stehenden Tänien. Auch ohne Tänien können Reihen von Buchtungen bestehen, indem die ganze Wand *gleichmäßig* daran theilnimmt.

Für das Rectum ist vorzüglich die stärkere Muskulatur hervorzuheben, deren Ringschicht einen Schließmuskel (*Sphincter ani internus*) in verschiedener Entfaltung bilden kann. Die Längsfaserschicht ist continuirlich, indem ihre Auflösung in Tänien, wo solche im Colon bestehen, successive verschwindet.

Selten bietet sich ein *doppelter Blinddarm* dar, wie bei einigen Edentaten (Dasypus sexcinctus, Myrmecophaga didactyla). Wie die Verdoppelung entsteht, könnte vielleicht durch die Ontogenese gezeigt werden. Weit, aber kurz ist er bei den Sirenen, klein und schwach bei den meisten Carnivoren, obschon hier in bedeutender Mannigfaltigkeit. Auch bei den meisten Cetaceen hält er sich in geringem Volum, ebenso bei insectivoren Beutelthieren. Bei herbivoren Beutelthieren (Halmaturus) scheint wieder der Magen das nicht bedeutende Cöcum zu compensiren, während bei den Frugivoren mit einfacherem Magen eine enorme Cöcalbildung sich verknüpft (Phalangista, Phascolarctos). Auch bei vielen Nagern zeigt er sich von bedeutender Länge (Lepus, Lagomys) (Fig. 126), hier noch von einem viel kleineren begleitet, Hystrix, Arvicola, Coelogenys). Aussackungen des Blinddarmes kommen bei Phascolomys, vielen Nagern (z. B. Lagotis, Chinchilla) vor. Eine Spiralfalte durchzieht das lange Cöcum bei Lepus. Wahre Haustra bestehen auch bei Perissodactylen.

Fig. 127.



Cöcum eines neugeborenen Kindes. *coe* Cöcum. *p* Ende des Wurmfortsatzes. *il* Ileum. *col* Colon.

Innerhalb der Prosimier ist eine beträchtliche Verschiedenheit der Cöcalbildungen anzutreffen. Von ziemlicher Länge bei Stenops gracilis (Fig. 124), ist das Cöcum bei St. tardigradus nur kurz, auch bei Chiromys unansehnlich, bedeutender und mehrmals gewunden bei Galago. Unter den Quadrumanen sind die Platyrrhinen mit längerem Blinddarm versehen als die Katarrhinen, und bei den Anthropoiden ist, wie beim Menschen, das Endstück rudimentär. Diese Erscheinung kommt auch in anderen Abtheilungen vor, z. B. bei Nagern. Bei Cricetus und Lepus läuft das Cöcum in ein enges Endstück aus. Die Vergleichung mit den anderen Befunden lehrt, dass dieser engere Theil aus einem weiteren entstand und eine *partielle Rückbildung* ausdrückt.

wie sie ontogenetisch vom Menschen bekannt ist. Mit allen rudimentären Organen theilt der Wurmfortsatz die bedeutende Variation. Dieses rudimentäre Ende eines weiteren Cöcum stellt einen functionslosen Anhang, den *Wurmfortsatz* (*Appendix vermiformis*) vor. Seine Existenz deutet auf die bereits oben begründete Annahme einer primitiven Selbständigkeit.

In vielen Abtheilungen, engeren und weiten, *fehlt der Blinddarm* gänzlich, so bei vielen Cetaceen, den carnivoren Beutelthieren (Thylacinus, Dasyurus, Phascogale), den Faulthieren und vielen Gürtelthieren unter den *Edentaten*, auch manchen *Nagern*, fast allen Insectivoren, unter den Carnivoren den Mustelinen und Ursinen. Dass darin etwas für die Säugethiere Primitives liegt, so dass die Blinddarmbildung erst innerhalb der Säugethiere erworben wäre, ist in hohem Grade unwahrscheinlich; vielmehr spricht sich darin nur eine weitere Fortsetzung der schon bei Monotremen und manchen Beutlern (Phascolomys, Didelphys) vorhandenen geringeren Ausbildung aus, welche zum Schwinden geführt hat.

Nächst dem Magen ist der Blinddarm der Säugethiere der den bedeutendsten Variationen unterworfene Abschnitt des Darmcanals. In seinem Umfange, in Weite und Länge, bietet er die größten Schwankungen. Von einem kurzen Anhang (Monotremen), der zu einer Ausbuchtung des Colons wird, wie wir ihn bei manchen Carnivoren (Felis) treffen, bis zu einer die Weite des Magens oder sogar die Länge des Körpers mehrmals übertreffenden Ausdehnung (bei manchen Nagern), finden sich alle Zwischenstufen an ihm ausgeprägt.

Ein functioneller Zusammenhang der Ausbildung des Cöcums mit der Einfachheit des Magens scheint unverkennbar, wenn man die verschiedenen Abtheilungen herbivorer Säugethiere in Vergleichung bringt. Die voluminösere Entfaltung des Blinddarmes trifft die mit einfachem Magen versehenen Perissodactylen, indess die Complication des Magens der Wiederkäuer von einfacherem und auch kürzerem Blinddarm begleitet ist. Ähnlich verhält es sich auch in den anderen Abtheilungen. Überall ist es die Nahrung und auch die Art ihrer Bewältigung, woraus jene Verhältnisse entspringen.

In der Schleimhaut des Enddarmes besitzen auch *Lymphfollikel* eine nicht geringe Verbreitung. Sie können auch diffus bestehen, oder in zusammentretenden Nodulis, und auch der Blinddarm macht davon keine Ausnahme, wie ja beim Menschen das Vorkommen im Wurmfortsatze längst bekannt ist. Darin erscheint eine gewisse Hartnäckigkeit, so mag es genannt sein, in der Erhaltung von Organen auch an einem Orte, für den sie doch wohl kaum die ursprüngliche Bedeutung besitzen. Die Thatsache der bedeutenden Entfaltung dieses Apparates im Enddarm und sein Vorkommen im letzten Abschnitte des Mitteldarmes kann die Vorstellung erzeugen, dass der *Blinddarm* die Ausgangsstelle abgab und von da aus nicht bloß der Enddarm, sondern auch ein Theil des Mitteldarmes seine Ausstattung mit jenen besonderen Einrichtungen des Lymphsystems empfing.

Auch bei den *Vögeln* sind in den Blinddärmen jene Follikel beobachtet (Gans).

Über die Verbreitung der Lymphfollikel im Darm der Säugethiere s. auch G. E. Dobson im Journal of Anatomy and Phys. Vol. XVIII.

Die *Schleimhaut* des *Dickdarmes* bietet im Ganzen einfachere Verhältnisse als jene des Mitteldarmes. Der Inhalt stellt seiner Qualität nach an die Darmwand mindere Ansprüche. Demgemäß ist die Vergrößerung der Oberfläche der Schleimhaut viel weniger als im Dünndarm ausgeprägt, wenn auch Zotten nicht ganz fehlen.

Die Schleimhaut ist im Allgemeinen glatt, auch wo sie sich in die Aussackungen fortsetzt, zuweilen bildet sie Längsfaltungen oder maschenförmige Erhebungen.

Drüsen der Schleimhaut bestehen in allgemeiner Verbreitung schlauchförmig, zuweilen mit Theilungen. Von den Drüsen des Mitteldarmes sind sie durch Einiges verschieden, zunächst durch geringere Länge. Sie finden sich auch im Blinddarme. Den *Monotremen* kommen sie in besonderer Ausbildung zu, durch reichlichere Theilungen charakterisirt; sie wurden desshalb auch wenig passend als »ramificirt« bezeichnet. Für eine Anzahl solcher Drüsen bestehen *Sammelröhren*, und bei Ornithorhynchus ist Muskulatur, aus der Muscularis mucosae stammend, dicht unter dem Epithel ringförmig dem Ausführgang zugetheilt. Dass in solcher Structur etwas den übrigen Säugethieren Fremdes läge, ist nicht zu behaupten.

Indem wir die mannigfaltigen am *Darmcanal der Wirbelthiere* bestehenden anatomischen Thatsachen als Ergebnisse physiologischer Sonderung betrachten, welche den verschiedenen Abschnitten verschiedene Functionen zukommen ließ, ist es doch nur ganz im Allgemeinen möglich, diese Functionen zu bezeichnen, da die vergleichende Physiologie in diesem Gebiete kaum ihre Arbeit begonnen hat. Wir meinen damit keineswegs die Behandlung verschiedener Thiere, die bloße Aufzählung von Thatsachen, sondern eben die »Vergleichung«, welche im Ganzen kaum geübt wird.

Anatomisch bleibt immerhin durch die Differenzirung aufs genaueste der Weg bezeichnet, welchen die fortschreitende Vervollkommnung eingeschlagen. Dem *Mitteldarm*, als dem ursprünglich wichtigsten Theil, blieb die Hauptleistung für die Ernährung. Ein *Vorderdarm* gesellte sich dazu und übernahm mit dem aus ihm entstandenen Magen die bedeutendste Vorbereitung, während der *Enddarm* in allmählicher Weiterbildung von einem sehr geringen Anfang, gleichfalls in eigener Art, zu einer mächtigen Entfaltung gelangte. Alles im Dienste der Ernährung, in Anpassung an die unendliche Mannigfaltigkeit der Ingesta, welche zur ersteren bestimmt sind.

Vom After und der Cloake.

Muskulatur.

§ 299.

Die letzte Strecke des Darmcanals tritt zur Ausmündung durch den After mit der Körperwand in Beziehung und empfängt von daher wie auch vom Integumente aus mancherlei Ausstaltungen, so dass wir die Afteröffnung und ihre Nachbarschaft besonderer Betrachtung unterstellen. Bei *Amphioxus* ergiebt sich die Lage des Afters asymmetrisch auf der linken Körperseite, wohl ein aus der Lebensweise des Thieres erworbener Befund, wenn derselbe auch bereits mit der ersten Genese des Afters zum Vorschein kommt. Eine dem After von der Körperwand zukommende Muskulatur lässt sowohl radiäre als auch circuläre Fasern erkennen.

Die selbständige Öffnung des Enddarmes besteht auch noch unter den Cranioten bei den *Cyclostomen*, deren After vor der Mündung des Harn- und Geschlechts-

apparates seine Lage hat. Complicationen beginnen bei den *Selachiern*, indem hier der letzte Abschnitt des kurzen Enddarmes in einen auch die Ausleitewege der Urogenitalorgane aufnehmenden Raum sich öffnet. Das ist die Cloake, welche somit sehr verschiedenen Organsystemen dient, die Communication derselben mit der Außenwelt vermittelnd. Bei *Ganoiden* und *Teleostei* finden sich hinsichtlich der Ausmündungen sehr mannigfache Verhältnisse, der After kommt *vor* die Urogenitalöffnung zu liegen. Die Cloake verschwindet mehr oder minder vollständig, und erst die *Amphibien* besitzen sie, sogar mit Drüsen ausgestattet, wodurch diesem Theile eine besondere Bedeutung zu Theil wird. Sie öffnet sich mit einer *Längsfalte* (Fig. 128). Bei den *Sauropsiden* ist das Bestehen einer Cloake allgemein. Ihre Ausmündung geschieht in Form einer *Querspalte* (Fig. 128), bei Reptilien von vorn oft durch verstärkte Schuppen begrenzt. Den Vögeln kommt eine mehr rundliche Öffnung zu. Sie wird hier zum Sitze von Begattungsorganen, für welche den Amphibien ein noch indifferenter Anfang zukommt. Der Cloakenraum besitzt bei Schildkröten (Fig. 128 *cl*) eine bedeutende Länge, minder bei Lacertiliern und Schlangen. Von den letzteren erwähne ich eine hinter dem Rectum erfolgte Ausdehnung der Cloake, so dass sie auf einer Strecke durch eine Hautfalte vom ersteren getrennt ist. Vielleicht dient diese bei der Copula. Die Mündungen der Ureteren finden sich in der dorsalen Cloakenwand nahe bei einander. Auch die *Säugethiere* beginnen mit Cloakenbildung (Monotremen), und selbst bei höheren kommt diese noch vor, am vollständigsten bei den Weibchen (Beutelthieren, Nagern), wie dieser Zustand allgemein ontogenetisch durchlaufen wird.

Fig. 128.



Medianschnitt von Testudo durch die Cloake (*cl*), mit dem in sie mündenden Darm (*d*) und der Allantois (*a*). In letztere führen, durch Punktreihen angedeutet, die Ureteren.

Das Verschwinden der Cloake ist an die Ausbildung der sogenannten Begattungsorgane geknüpft, über welche wir bei den Geschlechtsorganen zu berichten haben. Mit der Entstehung jener Organe wird die Cloake seichter, und es geräth zugleich die Afteröffnung in einige Entfernung von der Urogenitalmündung, wobei die letztere vor der ersteren liegen muss, wie ja jene Öffnungen schon bei den Selachiern eine der unendlich später erfolgenden Scheidung entsprechende Lage besitzen.

Die Bedeutung der Cloake steigt von den Amphibien an, indem sie einem Organ Entstehung giebt, welches in seiner ersten Function als *Harnblase* sich vorstellt (Fig. 128 *a*). Es ist die *Allantois*, welche später in vorwiegend peripherischer Entfaltung, den Eihüllen sich zugesellend, für die Ontogenese der Säugethiere von höchster Wichtigkeit wird. Aus ihrem Stiele wird dann die Harnblase der Säugethiere, so dass die Cloakenwand auch nach dem Untergang der Cloake selbst in jenem Abkömmling ihren hohen Werth bezeugt.

Der Cloake kommt schon von den Amphibien an *Muskulatur* zu, welche von der Stammmuskulatur abstammt. Sie liegt zur Seite der Cloake, beim Salamander

als Ischio-coccygeus (DUGÈS) bezeichnet. Die beiderseitigen Muskeln sind zusammen als Schließmuskel thätig, daher *Sphincter cloacae*. Manche Veränderungen bestehen im Bereiche des letzteren, vorzüglich in dem Zusammenhang mit dem Skelet, welcher auch aufgegeben werden kann. Dadurch wird der Muskel ein einheitlicher Ring.

Wir lassen die im Bereiche der Amphibien und der Sauropsiden bestehenden Verhältnisse des Sphincter bei Seite, um uns den Säugethieren zuzuwenden, bei welchen die Rückbildung der Cloake die Herrschaft erlangt. Wie es sich mit einem Sphincter cloacae superficialis verhält, ist Bd. I, S. 683 angegeben. Wir haben es hier mit dem eigentlichen *Sphincter* (*Sph. profundus*) zu thun. Von den Beutelthieren an erlangt er eine bedeutende Differenzirung, indem ein Theil davon sich dem Rectum anschließend zum *Sphincter ani* wird, indess ein anderer, dem Urogenitalapparat zukommend, in seinen minder veränderten Portionen einen *Sphincter urogenitalis* repräsentirt, welcher beim weiblichen Geschlecht auch noch den Zusammenhang mit dem vorgenannten darbieten und dadurch den primitiven Zustand documentiren kann. Die Gewinnung von Befestigungsstellen an Theilen des benachbarten Skelets bewirkt mit Modificationen in der Wirkung auch eine große Mannigfaltigkeit des anatomischen Verhaltens, welche noch bedeutender in Abzweigungen der Urogenitalsphincter auftreten. Sie nehmen Theil an dem Begattungsapparat, sogar an dessen Drüsen, und zeigen in manchen Anpassungen große, wenn auch nicht des Zusammenhanges entbehrende Differenzen.

Damit gehören sie auch zu den am Verschwinden der Cloake betheiligten Veränderungen des Beckengrundes. In ihrer Vielartigkeit ist diese Muskulatur einheitlich durch ihre Entstehung aus dem *Sphincter cloacae*.

Der Enddarm gewinnt noch aus einem zweiten Gebiete von Muskeln solche, welche als Stammesmuskeln ursprünglich dem Schwanze als Depressor caudae angehören und nach manchem Lagewechsel in ein antagonistisches Verhalten zum Sphincter ani gelangen, mit welchem sie sogar Verbindungen eingehen können. Mit seiner Muskulatur erwirbt sich das Darmende eine höhere Selbständigkeit und vervollständigt die auf seinem ganzen Wege dem Darmsystem der Säugethiere gewordene Ausbildung.

Ausführliches über die hier nur angedeuteten Muskeln s. bei H. EGGELING, Zur Morphologie der Darmmuskulatur. Morph. Jahrb. Bd. XXIV.

Von den grofsen Drüsen des Darmcanals.

1. Leber.

§ 300.

Der Anfang des Mitteldarmes ist die Stelle, von welcher zwei große Drüsenorgane hervorgehen. Deren Secret leistet für die chemische Veränderung der Nahrungsstoffe wichtige Dienste, gelangt demgemäß in den in den niedersten

Zuständen des Darmsystems eine dominirende Rolle spielenden (vergl. oben) Mitteldarm, an dessen Beginn die Wirkung des Secrets auf die Ingesta die intensivste sein wird.

Dass wir diese Drüsen nicht schon beim Mitteldarm einer näheren Darstellung unterzogen, wie man erwarten konnte, hat seinen Grund in dem von jenen erworbenen bedeutenden Umfang, durch den von der einen sogar ein bedeutender Raum des Cöloms beansprucht wird. Das will auch in der Anordnung zum verdienten Rechte gelangen.

Obschon bei *Wirbellosen* große, vom Mitteldarm aus entstandene Drüsenorgane verbreitet sind, so ist doch von daher keine zuverlässige Anknüpfung an die *Wirbelthiere* zu finden, und wir sind im Zweifel, ob das bedeutendste der Organe, die Leber, nicht erst bei den niedersten Vertebraten seine Entstehung nahm. Diese Annahme wird bestärkt durch den Befund bei *Amphioxus*, wo wir nicht weit vom Anfang des Darmrohres einen Blindschlauch nach vorn abgehen sehen, dem bereits J. MÜLLER seiner grünlichen Färbung wegen die Bedeutung einer Leber zusprach. Wie der Darm trägt er ein wimperndes Epithel. Aus dem Verhalten dieses Schlauches an sich (S. 14) geht zwar die Richtigkeit jener Deutung nicht mit voller Sicherheit hervor, aber sie wird in hohem Grade wahrscheinlich, wenn wir erwägen, dass bei den Cranioten die Leber in Blindschlauchform auftritt. Eine einfache, vom Entoderm ausgekleidete ventrale Aussackung des Anfangs des Mitteldarmes stellt den ersten Zustand des Organs bei Selachiern (BALFOUR) und Amphibien (GOETTE) vor, und diesem folgt bei Selachiern bald eine Theilung in zwei Ausbuchtungen, welche bei den höheren Cranioten sogleich mit der ersten Anlage unter Überspringung des einfachen Zustandes auftreten.

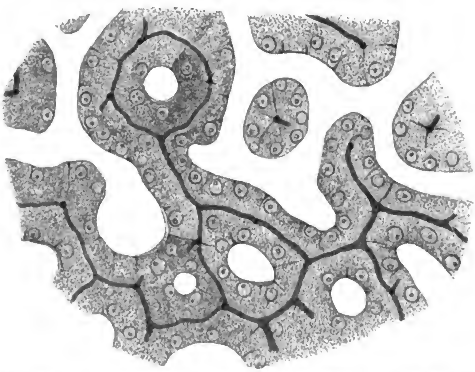
Dieser das Organ mit niederen Formen verknüpfende und desshalb uns wichtige Befund weicht bald einem anderen, indem nunmehr von Seite der epithelialen Auskleidung der Anlage eine Wucherung erfolgt. In die mesodermale Umgebung der Anlage fließen Zellschläuche, die in fernerem Auswachsen nach verschiedenen Richtungen sich unter einander verbinden und beim weiteren Fortschreiten dieses Processes ein netzförmig gebautes Drüsenorgan entstehen lassen. Zwischen den mit einander communicirenden Schläuchen begleitet Bindegewebe die Blutgefäßverzweigungen, welche, der Vena omphalo-mesenterica entstammend, gleichfalls Netze bilden. So *kommt ein Blutgefäßnetz in die Maschenräume des Netzwerkes der Drüsenschläuche zu liegen.* In diesen Vorgängen liegt eine bedeutende Zusammenziehung der Ontogenese, und es ist von Werth, sie genau zu beachten, weil auch daraus eine Einsicht in die *weite Entfernung* entspringen muss, welche *zwischen Acraniern und Cranioten* besteht. Zwischen der ersten Anlage und dem vollendeten Organ, wie es sich schon bei den niedersten Cranioten darstellt, besteht eine tiefe Kluft, über welche keine phylogenetische Brücke zu schlagen ist. Die Kluft entspricht dem weiten Abstande der Cranioten von den Acraniern, die bis jetzt nur durch Amphioxus bekannt sind.

So tritt uns denn die Leber als ein bei den *Cranioten* voluminöses Organ entgegen, welches, wie das Darmrohr selbst, von der Cölomwand einen Überzug

empfängt, indem es sich in einer Mesenterialduplicatur entfaltet. In der Lage, Gestalt und Ausdehnung des Organs begegnet man vielerlei Zuständen, welche zwar im Allgemeinen von der *Gestaltung des Bauchcöloms* und anderer Contenta desselben beherrscht sind, allein im Besonderen *durch das Venensystem* (untere Hohlvene und Pfortader) beeinflusst sind. Nur aus beiden Instanzen ergeben sich vergleichende Gesichtspunkte.

Das Netzwerk von Drüsenschläuchen ist nach allen Richtungen in der Leber verbreitet und geht neue Sonderungen ein. Ein Theil der Schläuche besorgt die secretorische Function, die Epithelzellen (Leberzellen) derselben sondern das Secret der Leber, die *Galle*, ab, welche in die Lumina der Schläuche gelangt. Andere Theile des Netzes, mit den vorerwähnten überall in offenem Zusammenhang, nehmen die Rolle von Ausführwegen an, indem die in den ersteren als secernirende Formelemente wirkenden Zellen hier zur bloßen Auskleidung dienen, und das von ihnen umgebene Lumen weiter wird. Diese überall in der Leber verbreiteten Ausführwege der Galle, *Gallengänge*, auch in ihrer Wandung sich complicirend, sammeln sich allmählich zu stärkeren Canälen, die als *Ductus hepatici* aus der Leber hervorkommen und aus den ersten Sonderungen der Leber entstanden

Fig. 129.



Aus einer injicirten Schlangenleber. Theil des Netzes der Leberschläuche. Die dunkeln Stellen sind die injicirten Lumina der Schläuche, die hellen Theile das die Schläuche umgebende Blutgefäßnetz. (Nach Hering.)

sind. An der Stelle der ersten Anlage der Leber besteht dann die bleibende Verbindung mit dem Darm durch einen Ductus hepato-entericus oder in mehrfacher Weise, wie unten zu erwähnen ist. Diese Ausführgänge liefern durch Erweiterung oder einseitige Ausbuchtung ziemlich allgemein einen Behälter zur Ansammlung

der Galle, die *Gallenblase*. An deren Entstehung können die verschiedensten Abschnitte der Ausführwege betheiligt sein, in den einzelnen Abtheilungen, ja selbst in engeren Gruppen bietet die Gallenblase also keineswegs strenge Homologie.

§ 301.

Die relativ geringere Größe der Leber ist bei den Cyclostomen eine der an einen niederen Zustand erinnernden Instanzen. Den *Myxinoiden* kommt sie in zwei gesonderten Abschnitten zu, indem eine vordere blattförmig rundliche von einer hinteren längeren getrennt ist, und jede einen Ductus hepaticus zu einem gemeinsamen Ausführwege entsendet. Dieser bildet sich zwischen beiden Leberportionen und nimmt die gleichfalls hier befindliche Gallenblase auf. Einheitlich erscheint die Leber bei Petromyzon, aber nur im Larvenzustande (Ammocoetes) in Thätigkeit und mit einer in der Lebersubstanz liegenden Gallenblase versehen. Wie der Darmcanal während der Metamorphose Umgestaltungen, zum Theil regressiver Art erfährt, so treffen solche auch die Leber, die auch unter Schwinden der Gallenblase in ein eigenthümliches Gewebe sich umwandelt.

Auch in der feineren Structur der Leber ist bei *Ammocoetes* ein niederes Verhalten erkennbar, indem die Gallenwege bis zu ihrer Verzweigung in die secernirenden Tubuli Wimperepithel tragen (LANGERHANS). Die Leber liegt hier *vor* dem Mitteldarm, so dass der Vorderdarm in sie sich umbildet, vorn auch mit der Leibeswand in directem Contact. Bei Petromyzon bildet sie eine Scheidewand zwischen Bauchhöhle und dem Raume, in welchem der Herzbeutel liegt (SCHNEIDER). An der Stelle des früheren Drüsengewebes finden sich Haufen von Zellen mit Fett gefüllt. Die Lage der Leber zum Darm ist zugleich eine andere geworden, insofern sie jetzt dem Vorderdarm entrückt, im Bereiche des Mitteldarmes liegt, den sie ventral umfasst. Verhältnisse, welche mit den Umgestaltungen im Bereiche des Kopfdarmes in Connex stehen.

Bei den Gnathostomen kommt es ziemlich allgemein zu einer bedeutend voluminöseren Ausbildung der Leber, welche einen ansehnlichen Theil der Leibeshöhle einnimmt und in ihrer speciellen Gestaltung überall *Anpassungen an die gegebene Räumlichkeit* zu erkennen giebt. Die primitive Lage kopfwärts vom Mitteldarm ist wenigstens an Abschnitten der Leber gewahrt, jenen, von denen gerade die Ausführwege kommen, wenn auch andere Strecken sich oft weit caudalwärts in der Leibeshöhle ausdehnen. Dass sie schon bei den Fischen überall da, wo aus dem Vorderdarm ein Magen sich gestaltet, den letzteren überlagert, wird durch die an die Entstehung des Magens (s. vorher) geknüpften Lageveränderungen des Vorderdarmes verständlich gemacht.

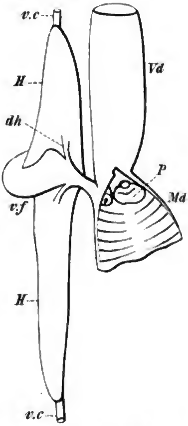
Im Speciellen betrachtet sind bei den *Dipnoern* durch die primitiven Verhältnisse des Darmes auch hinsichtlich der Leber manche niedere Zustände erkennbar, am meisten bei Protopterus, wo zwei Theile bestehen, deren einer längs des Vorderdarmes, der andere nach hinten längs des Anfangs des Mitteldarmes sich erstreckt. Zwischen beiden liegt die Gallenblase, deren Ausführgang sich mit den aus den beiden Lappen hervorkommenden Ductus hepatici zu einem

D. hepato-entericus verbindet (Fig. 130). Eine compactere, mehr in die Quere entfaltete Masse stellt die Leber bei Ceratodus vor. Sie lagert dicht hinter dem Herzbeutel, den vordersten Raum der Leibeshöhle anfüllend, wenn sie auch mit einem Lappen (rechts) sich weit nach hinten erstreckt.

Das Wesentliche dieser Lagerung kehrt auch bei den *Selachiern* wieder und erhält sich auch bei den höheren Wirbelthieren.

Bei den *Selachiern* sind zwei, bei den meisten Haien median zusammenhängende Lappen vorhanden, welche, der vorderen Bauchwand folgend, sich weit nach hinten zu erstrecken pflegen. Bei den Rochen sind diese Lappen mehr in die Quere entfaltet mit schmaler Verbindungsbrücke, die auch nur durch das Peritoneum dargestellt sein kann. Mittels einer Peritonealduplicatur besteht auch ein Zusammenhang der Leber mit der vorderen Bauchwand. Die Gallenwege sammeln sich in zwei Ductus hepatici, deren einer (der linke bei Scyllium) auch den Ductus cysticus aufnimmt, der von einer gewundenen, theilweise in die Lebersubstanz eingebetteten Gallenblase kommt. Der gemeinsame Ductus hepato-entericus tritt am oberen Ende des Mitteldarmes unter dessen Serosa, um im Beginn des Spiraldarmes in diese auszumünden.

Fig. 130.



Ein Stück Darm mit der Leber von Lepidosiren (etwas verändert). *Vd* Vorderdarm. *Md* oberer Theil des Mitteldarmes. *P* Pylorus. *H* Leber. *v.c* Vena cava inf. *dh* Ductus hepaticus. *v.f* Gallenblase. (Nach HYRTL.)

Nachdem wir die Gestaltung der Leber von einer Anpassung an die Räumlichkeit der Leibeshöhle ableiteten, ist es begreiflich, wie mit einer bedeutenderen Divergenz der Organisation auch eine große Mannigfaltigkeit in der Formerscheinung jenes Organs hervorgeht. Solches begegnet uns schon bei den *Ganoiden*, deren Leber wir bald einheitlich (Lepidosteus), bald unvollkommen zu zwei größeren, durch Einschnitte wieder in kleinere Lappen gesonderte Partien geformt (Acipenser), antreffen. Diese Anpassung der Leber an Räumlichkeiten der Leibeshöhle tritt auch bei Polypterus recht deutlich hervor, wo sie in mehrere, die Länge des Darmes begleitende Abschnitte gesondert ist.

Die Teleostei bieten noch bedeutendere Modificationen. Bald ist hier die Leber compact, nur am Rande durch Einschnitte getheilt, bald in zwei bis drei größere Lappen gesondert, die mehr oder weniger unter einander zusammenhängen und von denen der linke zumeist umfänglicher ist. Marginale Einschnitte von verschiedener Tiefe lassen neue Veränderungen der Form erscheinen.

Die Ausführwege bieten nicht minder Verschiedenheiten, vorzüglich in der

Art der Vereinigung der einzelnen Ductus hepatici, sowie in dem Verhalten der Gallenblase, welche wie allen Ganoiden auch fast allen Knochenfischen zukommt. Während sie bei den ersteren durch ihre Größe sich auszeichnet, ist sie bei den Teleostei nicht bloß im Volum, sondern auch in der Gestalt verschieden und kann mit den verschiedensten Abschnitten der Ausführwege verbunden, d. h. von ihnen aus entstanden sein. In einer sehr extremen Form kommt sie bei den Scomberesociden vor, wo sie einen schlanken Anhang eines Ductus hepaticus von bedeutender Länge bildet.

Fig. 131.



Situs viscerum von Polypterus. *p* Schwimmblase (Lunge). *h* Leber. *h'*, *h''* deren Fortsätze längs des Mitteldarmes. *ap* Pylorus-Appendix. *vf* Gallenblase. (Vergl. bezüglich des Situs mit Fig. 89.)

Durch die Anpassung an den gegebenen Raum kann die Lappenbildung zu einer förmlichen Zersplitterung führen, wie es bei Polypterus (Fig. 131), mehr noch bei manchen Cyprinoiden (C. carassius) der Fall ist. Die Ductus hepatici finden sich in verschiedener Zahl, keineswegs immer von der Lappenbildung der Leber abhängig, bald treten nur wenige zu einem gemeinsamen, einen Ductus cysticus aufnehmenden Ductus choledochus (z. B. bei Anarrhichas, Gadus, Silurus glanis), bald ist ihre Zahl beschränkt (z. B. bei Salmo).

Die Gallenblase ist in der Regel frei, zuweilen ganz entfernt von der Leber gelegen, in ihrem Umfange der Leber proportional. Wie die Gallenblase eine einseitige Ausbuchtung vorstellt, so können auch auf dem Verlaufe der Gallenausführwege mancherlei Ausbuchtungen (Ampullen) vorkommen, am häufigsten in der den Ductus cysticus und die Ductus hepatici aufnehmenden Strecke, welche als Ductus choledochus zu betrachten ist.

Siehe über solche Ampullen: Hyrtl in Denkschr. d. K. Acad. d. Wiss. zu Wien. Math. naturw. Cl. Bd. XXVIII. 1868.

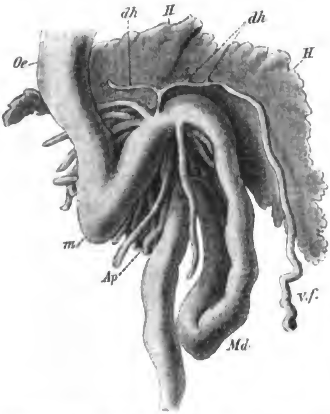
Die Einmündung des Ductus choledochus in den Anfang des Mitteldarmes liegt meist in der Nachbarschaft der Appendices pyloricae. Auch in einem solchen Pförtneranhang kann die Mündung stattfinden: bei Fistularia, Aulastoma, Acanthurus und Anderen. S. Hyrtl, Sitzungsber. d. K. Acad. z. Wien. Bd. XLIX. Außer dem Ductus choledochus, der auch Verbindungen mit dem Ductus pancreaticus besitzen kann, bestehen noch besondere Mündungen für selbständige Ductus hepato-enterici, sowie auch nicht selten Ductus hepatocystici vorkommen (s. auch Fig. 132).

Die Farbe der Leber der Fische ist sehr mannigfach, sie wechselt auch nach verschiedenen Perioden. Braun, gelb, grün in verschiedenen Schattirungen sind verbreitete Färbungen. Mennigroth ist sie bei Cottus.

Die Leber der *Amphibien* zeigt ihre Form wieder nach dem Verhalten der Leibeshöhle verschieden, wobei kleinere Modificationen durch benachbarte Organe bedingt sind. Sehr langgestreckt ist sie bei manchen Gymnophionen, auch bei Proteus

und Verwandten, während sie bei anderen Perennibranchiaten und bei Derotremen eine gedrungenere Gestalt besitzt, ohne dass jedoch eine wirkliche Scheidung in Lappen bestände. Mannigfache, meist nur kurze, vorzüglich vom distalen Rande ausgehende Fortsätze sind der Ausdruck des auswachsenden Organs in oberflächliche Lücken zwischen anderen Eingeweiden. Den Salamandrinen kommt sie mit mehr selbständigem Rande zu.

Fig. 132.



Darmcanal mit Leber von *Caranx trachurus*. *Oe* Ösophagus. *m* Magen. *Md* Mitteldarm. *Ap* Appendices pyloricae. *H* Leber, zurückgeschlagen. *dh* Ductus hepaticus. *v.f* Gallenblase.

Bei den Anuren ist die Leber mehr in die Quere entfaltet, meist aus zwei Lappen zusammengesetzt, davon der eine oder der andere wieder getheilt ist. Die vollständigste Sonderung der zwei oder drei Lappen besteht bei Dactylethra und Pipa (STANNIUS).

In der Gestaltung eigenthümlich verhält sich die Leber bei manchen Cöcilien (Siphonops annulatus, Epicrium), indem sie hier in eine Anzahl hinter einander gereihter abgeplatteter Läppchen aufgelöst ist (WIEDERSHEIM), welche längs der unteren Hohlvene sich aufreihen. Ob die diesen Befund tragenden Arten sich dadurch einer größeren Beweglichkeit erfreuen als andere, deren Leber continuirlich ist, dürfte noch festzustellen sein.

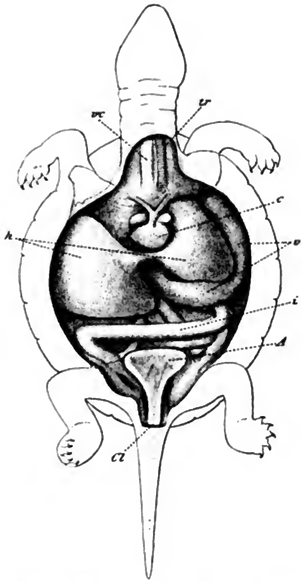
Die Ausführwege sind immer mit einer zuweilen sehr ansehnlichen Gallenblase versehen, die in der Regel sich in einen oft tieferen Einschnitt des Leberrandes einbettet oder beim Vorhandensein größerer Lappen zwischen diesen an der ventralen Oberfläche der Leber zum Vorschein kommt.

Unter den *Reptilien* wird die Leber in Anpassung an den Körper bei den *Schlangen* als ein langgestrecktes Organ getroffen, welches, hinter dem Pericard beginnend, sich zur rechten Seite längs des Ösophagus und des cardialen Abschnittes des Magens erstreckt und dabei der unteren Hohlvene anlagert. In diese treten längs der Ausdehnung der Leber die Venae hepaticae ein, wie sich auch aus der gleichfalls längs der Leber verlaufenden Pfortader deren Zweige in sie einsenken. Lappenbildungen fehlen. Nicht nur Lage und Gestalt giebt sich als Anpassung an die Körperform kund, sondern auch die Blutgefäße, sowie die Einbettung in einen besonderen Raum des Peritoneums, so dass man der Leber der Schlangen einen

doppelten serösen Überzug zuschrieb. Durch diesen erweist sich die Leber weit nach vorn von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte gerückt und auf diesem Wege von einer Ausstülpung der Serosa umgeben. Anpassungen, wenn auch mit minderer Complication, herrschen auch bei den übrigen, und wie in einem Extrem treten sie uns in den Schildkröten durch die beiden seitlichen großen Lappen entgegen (Fig. 133), bei denen die Einheitlichkeit des Organs nur durch eine meist einfache schmale Brücke vorgestellt wird. Zweilappig ist die Leber auch bei Lacertiliern (Fig. 112) und Crocodilen, bei den ersteren hin und wieder mit partiellen Verschmelzungen.

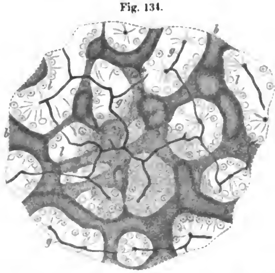
Während die äußeren Formen der Leber durch den Einfluss der Umgebung bestimmt sind, nicht anders, als es schon an den unteren Abtheilungen sich trifft, so waltet in der inneren Structur, so weit diese bis jetzt bekannt geworden, die von dem ersten Auftreten her bestimmte Einrichtung, welche das Organ von Drüsenschläuchen ableiten lässt. Die *Lumina der Drüsenschläuche*, als Gallengangcapillaren bezeichnet, entsprechen dem Netzwerke der ersteren und sind viel schwächer als die Blutcapillaren. Epitheliale Drüsenschläuche in netzförmiger Verbindung, in deren Lücken die Blutgefäße ihren Weg nehmen, in capillarer Vertheilung (Fig. 134).

Fig. 133.



Situs viscerum von *Emys europaea*. *h* Leber. *Cl* Cloake. *v* Magen. *i* Darm. *A* Allantois. *c* Herz. *tr* Trachea. *vc* Vena cava superior.

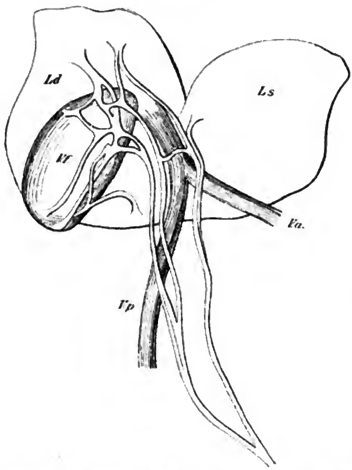
Fig. 134.



Ein Schnitt aus der Leber der *Ringelnatter* mit injicirten Gallengangcapillaren *b* und Blutgefäßen *g*. (Nach HERING.)

Aus den feinen Gallengangcapillaren setzen sich die Gallengänge fort, welche sich in weitere Ductus hepatici sammeln. Die Schläuche bringen ihre Drüsenstructur, wie schon Eingangs geschildert, durch ihr secretorisches Epithel zum Ausdruck, und in Folge der an den Verzweigungen der Schläuche und der zahllosen Anastomosen finden sich mancherlei Störungen der Regelmäßigkeit des Epithels. In der Hauptsache bleibt es jedoch continuirlich, in einfacher Lage mit wenn auch nicht überall gleich großen Zellen. Die ein- und austretenden Blutgefäße mit ihrer capillaren Vertheilung in den Lücken des Schlauchnetzes bewirken mit ihren stärkeren, in die Leber sich vertheilenden Ramificationen, vorzüglich jenen der von der Arteria hepatica begleiteten Vena hepatica, eine verschiedengradige Scheidung von Abschnitten im Leberorgan. Dabei ist natürlich auch das die Gefäße begleitende Bindegewebe betheiligt, aber die Sonderung in Lappen oder Läppchen hält sich auf einer tieferen Stufe. Inwiefern sie auch in diesem Punkte den einzelnen Abtheilungen zukommen, ist noch nicht sichergestellt.

Fig. 135.



Unterfläche der Leber mit den Gallenwegen und den Venen von *Varanus salvator*. *Ld*, *Ls* beide Leberlappen. *V.f* Gallenblase mit mehrfachen Mündungen aus dem Netz der Ductus hepatici. *V.a*, *V.p* Hauptwurzeln der Pfortader. (Nach F. Beddard.)

Wie die innere Structur von der Anastomosenbildung der Leberschläuche beherrscht wird, so ergeben sich auch außerhalb der Leber Verbindungen mit den Ausführwegen des Secretes, den Ductus hepatici, in mannigfaltiger Art (Fig. 135). Sie sind meist als auffallende Bildungen beschrieben, sind aber nichts als dieselben Einrichtungen, wie sie innerhalb der Leber an den Wegen der Galle bestehen.

Die Netzbildung der Leber betrifft somit Canäle verschiedener Art. Zuerst zeigt das eigentliche Drüsengewebe, die ramificirten Drüsenschläuche nämlich, jenes Verhalten, dann folgen gleichfalls noch in der Leber die Anfänge der Ductus hepatici in netzförmiger Anordnung und unter Zunahme an Mächtigkeit die Leber verlassend und an deren dem Darme zugewendeten Oberfläche zum Vorscheine kommend, um nach neuer Netzbildung sich früher oder später zu vereinigen und zur Mündung in

das Duodenum zu begeben, von wo die Entstehung des Ganzen ausging. Diese Mündung entspricht der ersten Bildungsstätte des Organs, indem hier, wahrscheinlich aus einer Ausbuchtung, die erste Leberschlauchbildung stattfand. Mit der weiteren Entfaltung bleibt ein Theil der ramificirten und anastomosirenden Schläuche, und zwar bei Weitem der größte, auf der Drüsenstufe stehen, während ein anderer unter Verlust des Drüsencharakters in Ausführwege sich umwandelt und schließlich in das Netz der außen befindlichen Ductus hepatici übergeht. An diesem bestehen auch einfachere Anastomosen als die oben dargestellten, sie können auch gänzlich in die Leber aufgenommen sein, so dass nur zwei, meist den großen Lappen entsprechende Ductus zum Austritte gelangen.

Diesen Ductus hepatici gehört immer die Gallenblase an (Fig. 132 *v.f*) in sehr wechselnden Verhältnissen, wie das schon bei Fischen zu ersehen war. Sie ist kein homologes Organ, sondern nur ein homodynames, da oder dort aus einer Erweiterung eines Ductus hepaticus entstanden, wobei die Ansammlung von Galle das nächste Causalmoment war. Von der Gallenblase durch zum Darm führende Canäle werden als *Ductus choledochus* bezeichnet; sie sind Abschnitte der Ductus hepatici, wenn sie auch eine ihrer functionellen Bedeutung entsprechende Ausbildung erhalten.

Auch die Lage der Gallenblase ist angepasst an die Leibesform, indem sie bei den Schlangen erst in einiger Entfernung von dem hinteren Ende der Leber sich findet.

Die Leber der Vögel nimmt als eine in der Regel zwei Lappen besitzende, rothbraune große Drüse die Mitte der Bauchhöhle in beiderseitiger Ausdehnung ein. In der Fig. 140 erscheint sie zum großen Theile von den Lungen bedeckt, so dass nur der Vorderrand sichtbar wird. Sie erhält, wie bei den Reptilien, vom Peritoneum eine Duplicatur, durch deren äußeres Blatt sie nach vorn mit dem Sternum zusammenhängt. Der Zusammenhang beider Lappen ist in der Regel durch eine unansehnliche Brücke vermittelt.

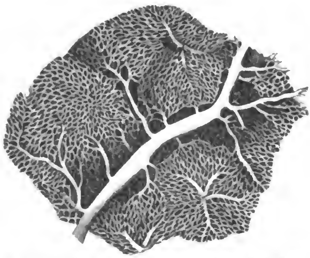
Auch Einschnitte an den Lappen kommen vor, sie deuten Theilungen an, welche jedoch nicht zur vollen Ausbildung gelangen. Die Ausführwege zum Duodenum bestehen in der Regel *zu zweien*, davon einer auf seinem Wege mit einer Gallenblase verbunden ist. Diese kann auch fehlen, d. h. sie hat sich nicht gebildet, wie z. B. bei vielen Papageien, den Kuckucken, Tauben, auch Struthio und Rhea.

Mit der Entstehung des Zwerchfelles bei den Säugethieren kommt die Leber unter dieses dorsalwärts zu liegen, in dichtem Anschluss daran, und von da mehr oder minder nach der vorderen Bauchwand erstreckt. Obwohl im Allgemeinen *zwei Hauptlappen* vorwalten, führen mehr oder minder bedeutende Einschnitte zu einer ferneren Theilung, so dass sie in zahlreiche Lappen zerfallen kann. Beutelthiere, Insectivoren und Nager, auch Carnivoren bieten manche Beispiele. In diesen Befunden waltet eine gewisse, von der Verwandtschaft der Säugethiere beherrschte Regelmäßigkeit, indem Einschnitte verschiedener Tiefe bei den einen den Stellen entsprechen, wo bei anderen ausgedehntere Trennungen vor sich gegangen sind. Im Ganzen wird in diesem Verhalten vielleicht eine Anpassung an die Beweglichkeit des Rumpfes gesehen werden können.

Mit dieser großen Sonderung an der Leber steht eine andere bedeutend kleinere nicht in directem Zusammenhange. Diese gründet sich auf die feinere Structur und spricht sich in *Läppchen* (*Lobulis* oder *Acinis*) aus, welche meist noch

dem bloßen Auge sichtbar, an den Oberflächen aller Lappen zu erkennen sind. Diese, die Substanz der ganzen Leber zusammensetzenden Gebilde bestehen schon in den niederen Abtheilungen, aber in minderer Sonderung, die erst bei den Säugethieren zur Ausbildung kommt. Aber den Läppchen bleibt ein inniger Zusammenhang, vorwiegend durch die Blutgefäße gesichert.

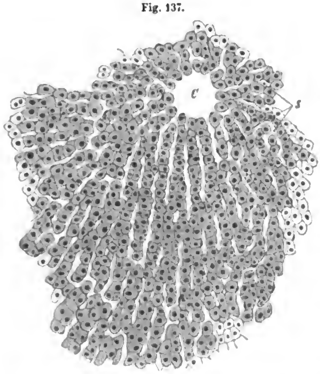
Fig. 136.



Ein Schnitt durch die Kaninchenleber. (Nach Frey.)

Intralobulär vertheilen sich, vom Bindegewebe begleitet, die Blutgefäße, Venen und Arterien (Vena und Arteria interlobularis), welche der Vena und Arteria hepatica angehören. In der Fig. 136 ist ein Zweig der Vena hepatica in größerer Strecke zu sehen. Die viel schwächeren Arterien sind nicht mit dargestellt. Von der Vena interlobularis verzweigen sich Äste in die benachbarten Läppchen in das Capillarnetz derselben, welches sie bilden, und in der Mitte jedes Läppchens sammelt sich wieder eine Vene (Vena intralobularis oder centralis), die Endverzweigung der Pfortader. Im Beginne intralobulär (Fig. 137), tritt jede dieser Venen in interlobuläre Wege, mit den interlobulären Venen sich kreuzend, um schließlich in der Pfortader Vereinigung zu finden. Die Venenverzweigung in der Leber kommt somit von ganz verschiedenen Richtungen her, aber in den Läppchen findet die Bildung eines Capillarnetzes statt, zu welchem die Pfortader durch die intralobulären Venen die Blut zuführenden, die Lebervene durch die intralobulären Venen die abführenden Wege bildet. Dieser Kreislauf in der Leber stellt den »*Pfortaderkreislauf*« vor, wie er auch in den niederen Befunden der Leber vorhanden ist. Mit den interlobulären Venen verlaufen die Arterien, wesentlich Ernährungsgefäße, welche schließlich in das gemeinsame Capillarnetz der Läppchen übergehen. So weit die Sonderung der Läppchen besteht, hängt sie ab von den interlobulären Gefäßen, denen sich auch die Gallenwege, aus den Gallengangcapillaren in den Läppchen kommend, beigesellen. Für reichliche Bindegewebsvertheilung besteht

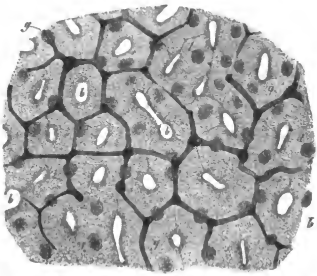
Fig. 137.



Ein Stück eines Läppchens mit dem Leberzellennetz. Mensch. *C* Raum für die Vena centralis. *s* Leberzellen.

in diesen mehrfachen Gefäßen ein nächstes Causalmoment, welches für die intralobulär sich verhaltende Pfortader nicht vorhanden ist und erst, so weit sie fernerhin auf Strecken interlobulär verläuft, sich gleichfalls mit betheiligt.

Fig. 138.



Schnitt durch die Leber eines Kaninchens mit injicirten Gallengangcapillaren. *b* leere Blutcapillaren. *g* Leberzellen. (Nach Kölliker.)

Die alten Erbstücke der Leberschläuche, von denen wir das Organ erstehen und durch die Anastomosenbildung zu einem einheitlichen sich gestalten sahen, bleiben bei den Säugethieren auf die frühen Zustände beschränkt, wo sie die Solidarität homologer Organe bezeugen. Während ein Theil der primitiven Drüsenschläuche mehr peripherisch in Gallengänge sich umwandelt unter Veränderung des Epithels, kommt dem Inneren der Lobuli eine andere Veränderung zu, eine Lösung der Zellen aus der ursprünglichen Anordnung in Schläuchen. Die Leberzellen bilden jetzt mehr Stränge in radiärer Anordnung, was aus Fig. 137 zu ersehen ist, im Ganzen wieder ein Netzwerk vorstellend. Damit ist auch das Capillarnetz der Blutgefäße dichter geworden, auch jenes der Gallengangcapillaren (Fig. 138), und jede einzelne Leberzelle steht ebenso in der Umwandung von Gallengangcapillaren, wie in jener von Blutcapillaren. Für das ganze Organ entstand damit eine große Complication, welche die wichtigsten Theile des Organs, die Drüsenzellen, auf eine höhere Stufe bringt, indem sie sie mehrseitig von Blut bespült sein lässt. Damit *steigt die Function der Leber* der Säugethiere in Vergleichung mit den niederen Vertebraten.

An den *Ausführgängen* ist das Vorwalten zweier *Ductus hepatici*, gemäß den beiden Hauptlappen, die Regel. Sie vereinigen sich jedoch meist zu einem, was durch den allmählichen Eintritt derselben, oder auch noch mehrerer, in den Ductus cysticus einen Vorläufer hat (Monotremen, manche Prosimier). Die Gallenblase bleibt keine constante Einrichtung; wenn sie auch schon den Monotremen zukommt, fehlt sie doch vielen andern, einem Theile der Nager und Edentaten, den Cetaceen und den meisten Ungulaten. Dann ist ein *Ductus hepato-entericus* der Ausführweg der Galle in den Darm. Das Bestehen einer Gallenblase gründet sich keineswegs auf eine homologe Bildung. Sie kann von differenten Anfängen ausgehen. Ein bedeutender Wandel herrscht in diesen Ausführwegen.

In der Nähe des Duodenums kommen den Ausführwegen der Leber auch kleine *Drüsen* zu, in verschiedener Ausdehnung die Schleimhaut des Ductus choledochus besetzend. Wenn auch ohne große Bedeutung, stellen sie doch eine dem Mitteldarm zukommende Erscheinung dar.

Auch das Pancreas trifft sich zuweilen mit dem einen seiner Gänge in den Ductus choledochus mündend (Canis).

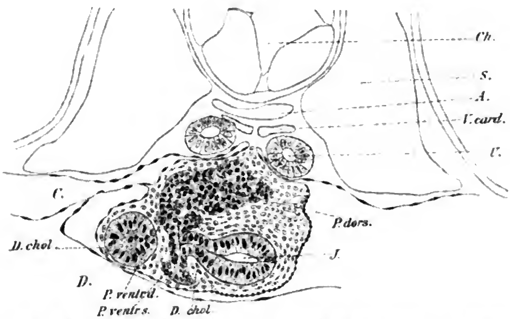
Über die Structur der Leber s. Hering, auch die histolog. Handbücher, ferner H. Rex, Beiträge zur Morphologie der Säugethierleber. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

2. Pancreas (Bauchspeicheldrüse).

Die große Fruchtbarkeit des Mitteldarmes, besonders des Duodenums, an Drüsengebilden wird auch durch die zweite, die Darmwand verlassende Drüse ausgesprochen, wenn sie auch mit der Leber an Umfang nicht wetteifern kann. Das Pancreas entsteht allgemein aus mehreren, getrennt vom Darm direct oder indirect ausgehenden Anlagen, so dass mehrfache Drüsen, die uns in ihrem selbständigen Zustande unbekannt sind, bei den Vorfahren bestanden haben werden. Ein theilweiser Untergang der Anlagen und der Ausmündungen lässt auf großartige Veränderungen schließen, welche in dieser Darmregion statthatten. Auch die Leber erscheint an jenen Umwandlungen betheiligt, insofern auch vom Ductus choledochus Anlagen ausgehen.

Unter den Fischen blieb die Bauchspeicheldrüse gemäß der Verborgenheit ihrer Lage sehr lange unbekannt, so dass die Appendices pyloricae als Äquivalent genommen werden konnten. Vier getrennte Anlagen wurden vom *Acipenser* bekannt (KUPFFER), davon zwei vom primitiven Lebergange aus entstehen, eine

Fig. 139.

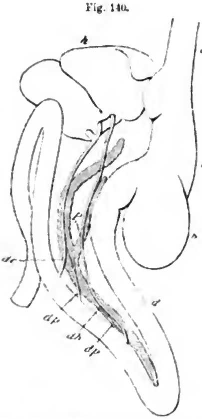


Querschnitt eines Embryo der Lachsforelle von 30 Tagen. *Ch* Chorda. *A* Aorta. *U* Urnierengänge. *C* Cölom. *D* Dotter. *V.card* Vena cardinalis. *S* Urwirbel. *D.chol* Ductus choledochus. *J* Darm. *P* Pancreas dorsalis, ventralis dexter und sinister. (Nach GÖPPERT.)

dritte in weiterer Entfernung davon und die vierte am Anfange des Mitteldarmes. In dieser Vierzahl von Drüsenanlagen dürfte ein sehr primitives Verhalten zu sehen sein. Nur aus einem Theile dieser Anlagen, und zwar dem erstgenannten, geht die Drüse hervor, die mit zwei Ductus pancreatici in Appendices epiploicae ausmündet. Die *Knochenfische* bieten eine dorsale und zwei ventrale Anlagen, von welchen unter mannigfachen Veränderungen, auch bezüglich der Ausführwege, mehrfache Mündungen erhalten bleiben. Die Drüsen bleiben nur klein.

Etwas bedeutender werden sie bei den **Amphibien**, deren Pancreas zur Seite des Pylorus am Beginn des Mitteldarmes liegt und seine Ausführgänge mit dem Ductus choledochus oder auch selbständig in den Darm münden lässt. Zwei discrete Mündungen kommen den Urodelen zu, durch Verkümmerung der vorderen nur eine den Anuren. Bei allen Amphibien erhält sich ein dorsal vom Darm im dorsalen Mesenterium gelagerter Pancreastheil. Drei Anlagen sind auch hier bekannt geworden, von denen wieder eine dorsal vom Darme abgeht, zwei ventral von der gemeinsamen Leberanlage (GÖPPERT). Dabei finden sich manche Verschiebungen, und das bleibende Verhalten kommt erst nach solchen zum Vorschein. Die **Sauropsiden** sind nicht bedeutend verschieden im Verhalten der Anlagen, das Organ erscheint aber compacter und folgt mehr dem Duodenum, sogar umschlossen von dessen Windung (Crocodile).

Fig. 140.



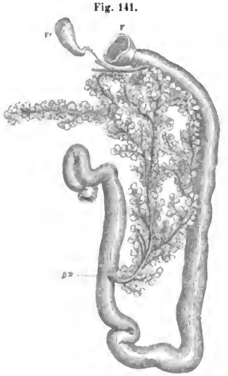
Leber und Bauchspeicheldrüse von **Rhea americana**. *oc* Ösophagus. *pv* Proventriculus. *v* Ventriculus. *d* Duodenum. *h* Leber. *dc* vorderer Ductus hepato-entericus. *dh* hinterer Ductus hepato-entericus. *P* Pancreas. *dp*, *dp* Ductus pancreatici.

Die Beziehung zum Duodenum gelangt bei den *Vögeln* am bedeutendsten zur Erscheinung, indem die immer langgestreckte Drüse in der Duodenalschlinge liegt (Fig. 140), zuweilen sogar an beide Schenkel derselben sich erstreckend (*P*). Wenn die Längenentfaltung des Duodenums die Ursache der Lage des Pancreas vorstellt, so muss die Entfremdung der Drüse aus der primitiven, verborgenen Lage ebenso daran geknüpft werden; denn Pancreas und Duodenum gehören zu einander. Die so constante Duodenalbildung der Vögel tritt dadurch in ein besonderes Licht. Sie erscheint hier als bedeutendere Darmgestaltung, welche die Bauchspeicheldrüse mit sich nahm. Dass die Mündungen der Ductus pancreatici (*dp*, *dp*) nicht im absteigenden Schenkel des Duodenums, sondern im aufsteigenden liegen, entspricht vollkommen jener Vorstellung der erlangten großen Selbständigkeit des Duodenums der Vögel.

Für die **Säugethiere** bieten die Anlagen des wie bei den anderen Vertebraten aus Lappen und Läppchen zusammengesetzten Pancreas fast die gleichen Verhältnisse, wie unten dargestellt. Aus jeder der drei Anlagen entsteht ein Ausführgang. Lageveränderungen bedingen Verschmelzungen der anfänglich getrennt bestehenden Theile, und auch für die Ausführgänge ist solches der Fall. Schließlich bleibt einer bevorzugt und bildet den pancreatischen Gang (D. Wirsungianus). Nicht selten erhält sich auch ein zweiter (D. Santorinianus), dessen Verbindung mit dem ersteren innerhalb der Drüse durch eine Anastomose bestehend, den Weg

andeutet, auf welchem in den Fällen eines einzigen Ganges die Aufnahme des anderen Ganges erfolgt war. Beim Bestehen zweier Gänge münden sie entweder getrennt ins Duodenum, oder einer davon nimmt seine Mündung im Ductus choledochus.

Fig. 141.



Pancreas in der Gastroduodenalschlinge des Kaninchens. *V.f* Gallenblase. *V* Magen. *D.W* Ductus Wirsungianus. (Nach W. Krause.)

Die Lage des Pancreas ist am Duodenum, wo die Gastro-duodenal-Schlinge es umzieht (Fig. 141), aber nicht frei ist, wie bei den Vögeln, und in dieser Lage nimmt die Drüse bald eine compactere Form an, bald ist sie flacher ausgebreitet, wie dieses in Fig. 141 zu ersehen ist.

Dass uns in der Bauchspeicheldrüse ein vielfach verändertes Organ vorliegt, ergiebt sich aus deren Ontogenese, in welcher manche Vorgänge als »zusammengezogen« erscheinen, die uns aus früheren Zuständen verständlich werden können. So birgt auch die Ontogenese noch Probleme, denen wir uns vorläufig nicht zu nähern vermögen.

E. Göppert, Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pancreas der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVII. Derselbe, Die Entwicklung des Pancreas der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XX. W. Felix, Zur Leber- und Pancreasentwicklung. Arch. f. Anat. u. Phys. Anatom. Abtheilung 1892. A. Stoss, Über die Entwicklung der Verdauungsorgane an Schafembryonen. Diss. Leipzig 1892.

Von den serösen Häuten.

Allgemeines.

§ 302.

Wir lassen dem Darm das *Cölom* folgen, nicht bloß, weil es genetisch mit ihm zusammenhängt, sondern auch in Anbetracht vieler Beziehungen, die es durch seine Wanderungen zum Darm und seinen Abkömmlingen empfängt. Jedenfalls liegt hier die praktischere Örtlichkeit vor, wo es nicht allzuweit von jenen Dingen getrennt wird, welche ihm dauernde Bedeutung verleihen. Wenn wir auch später, bei den Athmungsorganen, welche ebenso dem Darmsystem angehören, nochmals auch auf das Cölom eingehen müssen, und damit eine gemeinsame Behandlung logischer scheinen möchte, so bedingt doch diese getrennte Vorführung keinerlei Beeinträchtigung des Verständnisses, und es ist nicht minder logisch, das Erworbene an die Bedingungen des Erwerbes zu knüpfen.

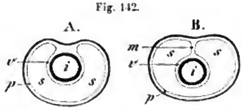
Die Cölombildung beginnt bei den Vertebraten in sehr früher Periode, wie denn auch bei den Wirbellosen verschiedene, allerdings nicht direct hier

anschließende Stufen repräsentirt sind. Der Ausgang kommt bei Vertebraten von dem *Entoderm*, Amphioxus zeigt das aufs klarste (Bd. I, Fig. 11), und wenn auch bei Cranioten diese Bestimmtheit nicht mehr so präcis erscheint, so ist es doch das Mesoderm oder das mittlere Keimblatt allgemein, welches, der Cölombildung zu Grunde liegend, doch vom Entoderm seine Entstehnng nimmt. Es ist von Wichtigkeit, dass das Entoderm reichen Entwicklungen nicht fremd ist, welchen wir auch im Cölom begegnen, und dass wichtige Organsysteme auch noch außer dem Darmsystem ihren Weg vom primitiven Entoderm genommen haben. Für den Aufbau des Gesammtorgans kommt damit dem inneren Keimblatt eine bedeutungsvolle Rolle zu, indem alle Organe, die man als innere zu bezeichnen pflegt, daraus hervorgehen.

Aus der Anlage des Cöloms bei Amphioxus entsteht jederseits nach der Abschnürung von der Darmanlage ein epithelialer Schlauch mit Binnenraum, und aus der Gesammtheit der jederseitigen Anlagen gehen die *Cölomsäcke* hervor. An jedem dieser längs der Körperanlage sich erstreckenden Räume sind zwei, zuerst eine vom Epithel gebildete, aber in einander übergehende Wandstrecken zu unterscheiden, die im Allgemeinen von der seitlichen Lage als *Pleuren* aufgefasst und als *Splanchnopleura* und *Somatopleura* benannt werden. So erstreckt sich das Cölom durch den Körper, in dessen Kopftheil als *Kopfcölom*, im übrigen Körper als *Rumpfcölom* geltend. Während das erstere, wie wichtig auch sein zeitweises Bestehen ist, unser näheres Eingehen hier nicht beansprucht, ist das Rumpfcölom unserem besonderen Interesse sehr nahe, da seine Splanchnopleura zum Darm enge Beziehnngen eingeht.

Wo das Cölom an dem Darm besteht, da wird der primitiven Epithelschicht eine bindegewebige Unterlage zu theil, mit welcher die Zellen sehr innig verbunden zu sein pflegen, aber keineswegs allgemein, sondern erst in den höheren Abtheilungen. Durch die Bindegewebsschicht erfolgt die Verbindung mit anderen der betreffenden Cölomwand zugehörigen Geweben und den Organen, die daraus aufgebaut sind. Dieses Gewebe sammt dem Epithel bildet in seiner Continuität eine *Membran*; und da zuweilen im Cölomraum, wenn auch nur spärlich, Flnidum (Serum) besteht, wird die Auskleidung zur *serösen Membran. Das Cölom ist von einer Serosa ausgekleidet*, mit geringeren Leistungen, als sie die Schleimhaut des Darmes besitzt. Demgemäß fehlen einer Serosa Vergrößerungen der Oberfläche und Alles, was Drüse heißt. Der den Darm und sein Zubehör überkleidende Abschnitt der Serosa oder das *viscerale Blatt* derselben ist das *Peritoneum*, welches zur Auskleidung der Körperwand des Cöloms in das *parietale Blatt* übergeht (Fig. 142).

Fig. 142.



Verhalten der Serosa zum Cölom. *p* parietales Blatt. *v* viscerales Blatt. *i* Darm. *s* seröse Höhle (Cölom). *m* Mesenterium. (Schema.)

Indem wir das Cölom als eine ursprünglich einheitliche Bildung betrachten, bleibt von dem *Kopfcölom* nur ein beschränkter Abschnitt am Darm und umschließt

das Herz als *Pericardialhöhle*, welche sich nur bei manchen Fischen (Stör) stets in Zusammenhang mit dem Rumpfcölom erhält. Die primitive Lage bleibt dem Pericard im Ganzen bei den Teleostei erhalten, auch wenn die Verbindung mit dem Rumpfcölom längst gelöst ist, ähnlich auch bei Amphibien, und von da ab tritt das *Pericard*, dem vom Herzen vollführten weiteren Herabsteigen stets folgend, in das Rumpfcölom, worüber beim Herzen selbst berichtet wird.

Die Umschlagstellen vom parietalen Blatt zum visceralen sind von Bedeutung, da sie der Weg von Blut- und Lymphbahnen sind. Sie tragen auch besondere Namen, auch als Bänder aufgefasst. Zum großen Theile stellen diese Umschlagstellen *Duplicaturen* vor (vergl. Fig. 142 *B*). Die Entstehnng solcher Duplicaturen ist von der Entfaltung des Cöloms abzuleiten, in welches ein Organ eingebettet ist. Die wichtigste Duplicatur ist das *Mesenterium*, von der hinteren Rumpfwand zum Darm, auf einer Strecke auch von diesem zur vorderen Rumpfwand ausgedehnt.

Mesenterium und Omentum.

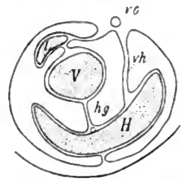
Das *Mesenterium* (Gekröse) als Verbindung des Darmsystems mit der Cölomwand ist in seinem besonderen Verhalten durchaus abhängig von den Gestaltungen der betreffenden Eingeweide. Der Versuch, alle seine Zustände wissenschaftlich aufzuklären durch die auf Ontogenie gestützte Vergleichung, ist der Zukunft anheimgegeben, wenn auch von den Amphibien an bedeutende Anfänge dazu glücklich gewonnen sind (GOETTE, HOCHSTETTER, KLAATSCH).

Wir können nicht sagen, dass die Aufgaben, die hier vorliegen, einfache wären, denn es sind Bewegungen, die im Verhalten der Verbindungen der Serosa liegen, welche sowohl von der Cölomwand, als auch von den bezüglichen Eingeweiden ausgehen. Wachsthumsveränderungen können auch hier unzählige Modificationen hervorgehen lassen, beherrscht durch alle Instanzen der Veränderungen des Darmes sowie seiner Verbindungen. Für diese letzteren *kommt den Blutgefäßen eine hohe Bedeutung* zu. Sie nehmen ihre Wege durch die serösen Verbindungen der Eingeweide mit der Körperwand, auch zwischen den einzelnen Organen. Darin liegt der physiologische Werth der verbindenden Peritonealstrecken, selbst wo sie nur als Bänder (Ligamente) gelten mögen.

Die Fische bieten in embryonalen Zuständen auch hier die einfachsten Verhältnisse, die später in mannigfaltige Zustände übergehen. Wie es scheint, sind die erstgenannten den bei Amphibien waltenden nicht ganz fern, außer vom Darm auch von der Differenz der großen Venenbahnen beherrscht, allein für das Spätere wissen wir nur in vereinzelten Fällen Sicheres, aber für ausgedehnte Vergleichung nicht Genügendes, und wie für den Darm selbst eine ungeheure Mannigfaltigkeit besteht, so liefert auch das Peritoneum bedeutend mannigfaltige Befunde. Dazu kommen noch *Veränderungen der Textur*, sehr verbreitet vorkommende Unterbrechung oder theilweise *Auflösung der Continuität*, die in Durchbrechungen und Lücken aller Art sich darstellen. Dadurch kann das Peritoneum in größerer Ausdehnung bis auf vereinzelte Züge oder Stränge verschwunden sein, und diese Reste erhalten sich dann als Bahnen der Blutgefäße.

Bei den Amphibien beginnt die alle übrigen Gnathostomen durchlaufende einheitliche Gestaltung des Peritoneums und lässt ihre vielartigen Anpassungen an die Contenta des Cöloms in klarer Weise erscheinen. Den hauptsächlichsten Theil stellt immer das dorsal etwa von der Mitte des Cöloms längs der Wirbelsäule ausgehende Mesenterium vor, welches als *dorsales Mesenterium* zum Darm verläuft. Es umfasst die *Milz* (*l*) und tritt (Fig. 143 *md*) zum Magen, von da aus ventral sich zur Leber erstreckend, *ventrales Mesenterium* (*Lig. hepato-entericum*).

Fig. 143.



Verhalten des Mesenteriums bei Menopoma alleghaniense im Querschnitt. *V* Magen. *L* Milz. *H* Leber. *vc* Vena cava. *vh* Lig. hepat. *hg* Lig. hepato-gastricum. (Schematisch.)

Von der Überkleidung der Leber setzt sich die Duplicatur zur vorderen Cölomwand fort als *Lig. suspensorium hepatis.* Ein zweiter Peritonealtheil geht wieder dorsal aus, in sagittaler Richtung zur Leber, von der mehr rechts gelagerten Vena cava inferior oder der sie vertretenden Vene, daher *Lig. venoso-hepaticum dorsale.* An seiner Abgangsstelle besteht der Übergang zum dorsalen Mesenterium, und es giebt sich darin eine Zugehörigkeit zu diesem kund, insofern es mit der Leber und ihrem Venenapparat aus jenem entstanden sein mag. Durch dieses wird ein nach rechts befindlicher Theil des Cöloms abgeschlossen, welcher Abschluss vollständig wäre, wenn nach der Linken auch am dorsalen Mesenterium gleichfalls ein Defect bestände. Der Raum ist die *Bursa hepato-enterica*, welche mit dem übrigen Cölom communicirt. In Fig. 143 ist dieser Cölomzusammenhang (*Foramen hepato-entericum*) nicht vorhanden, weil der Schnitt höher liegt als das Ende des Lig. hepato-entericum, *unter* welchem der Eingang in die Bursa hepato-enterica liegt. Das letztgenannte Ligament reicht sammt dem Lig. suspensorium hepatis weit herab. Auch das Lig. venoso-hepatium dorsale nimmt eine bedeutende Längserstreckung über das distale Leberende bei *Urodelen*, während es bei den *Anuren* kürzer ist, wie denn bei diesen besonders im dorsalen Mesenterialgebiete viele Änderungen auftraten, eine Folge der Verkürzung des Rumpfes. Im Bereiche des von der Leber zum Magen und Darm führenden Mesenteriums (Lig. hepato-entericum) treten, selten bei Urodelen, häufiger bei Anuren, variable Lücken auf, die eine Scheidung des genannten Bandes in ein proximales *Lig. hepato-gastro-duodenale* und ein distales *Lig. hepato-cavo-duodenale* hervorrufen, wobei das letztere, wie vorher das ganze dorsale Mesenterium der Leber, sich distal zur Hohlvene erstreckt. Dass an dem Mesenterium des übrigen Darmcanals, welches auf einen dorsalen Abschnitt beschränkt bleibt, mit der Verlängerung des Darmes und den daraus hervorgegangenen Schlingen neue Anpassungen auch des Mesenteriums auftraten, bedarf keiner besonderen Darstellung.

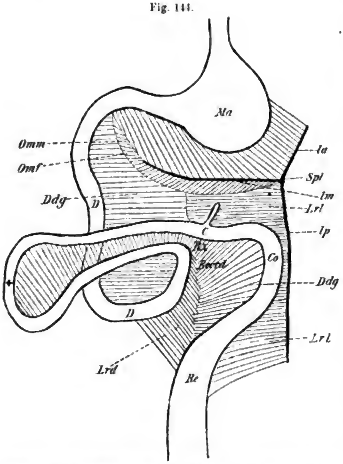
Die Reptilien bieten durch *Sphenodon* sehr bestimmte Vermittelungen zu der Mesenterialbildung der Amphibien, wenn auch in manchem Einzelnen durch

die Differenzen von Eingeweiden hervorgerufene Verschiedenheiten keineswegs fehlen. Pancreas und Milz sind hier von Wichtigkeit, auch die Leber. Manches erscheint sogar einfacher (*Lacerta*) als bei Amphibien, aber dennoch liegt bei Reptilien kein primitiver Zustand mehr vor. Das *Lig. hepato-entericum* erhält sich continuirlich bei vielen Reptilien (*Crocodile* und *Schildkröten*). Wo es die Durchbrechung erfährt, die wir schon von Anuren erwähnten, wird die distale Begrenzung vom dorsalen Mesenterium gebildet, und den Eingang zur Bursa hepatoenterica bildet das *Foramen Winslowii*.

Für die Vögel geben die embryonalen Stadien noch Anschlüsse an die niederen Verhältnisse, aber fast bei allen kommt später durch die Entstehung der von den Lungen ausgebildeten Luftsäcke der größte Theil des Cöloms in andere Dienste, wobei auch die Serosa des Cöloms gewaltige Umänderungen erfährt. In manchem Einzelnen sind allerdings noch die Mesenterialbildungen erkennbar.

Durch das *Zwerchfell* entstehen bei den Säugethieren bedeutende Veränderungen im Gebiete des dorsalen Mesenteriums, besonders in Bezug auf die Leberverbindungen. Vor Allem ist es die Umwandlung der anfänglich sagittalen Stellung in eine mehr transversale, welche auch mit bedeutenden Veränderungen der Venengebiete sich vollzieht. Im ventralen Theile besteht die Sonderung des Lig. hepato-entericum in die beiden bereits bei Amphibien bemerkten Strecken. Vereinigungen entstehen von Seite des Lig. hepato-duodenale mit anderen Mesenterialstrecken in der Nachbarschaft, auf welche wir hier nicht eingehen können. Wir nennen nur die Verbindung zwischen dem *Lig. hepato-cavo-duodenale* und dem als *Mesoduodenum* bezeichneten Theil des dorsalen Mesenteriums.

Fig. 144.



Schema des Darmcanals von Echidna. *Ma* Magen. *D* Duodenum. *C* Cocum. *Co* Colon. *Re* Rectum. + Stellen reicher Schlingenbildung. *Spl* Milz. *la* Lobus anterior. *lm* Lobus medins. *lp* Lobus posterior. *Omm* Omentum (Rand). *Of* Omentalgrenze. *Lrl* Lig. recto-lineale. *Lrd* Lig. recto-duodenale. *Ddg* dorsales Mesenterium. *Rx* Radix mesenterii. *Recrd* Recessus recto-duodenalis. (Nach KLAATSCH.)

Aus demselben Mesenterium kommt der Milz bei den Säugethieren eine wichtige Rolle zu, im Zusammenhang mit den Lageveränderungen, welche der Darmcanal durch seine Längenentfaltung für sich erforderlich machte. Wir betrachten

diese Verhältnisse bei *Echidna*, welche besonders für die Milz sehr primitive Zustände erkennen lässt (Fig. 144). An Mittel- und Enddarm treffen wir das dorsale Mesenterium von einer Stelle ausgehend (*Rr*), von welcher es proximal in die noch zum Duodenum und Magen gelangende Strecke fortgesetzt ist, während es distal sich außer zum Ende des Duodenums in den übrigen, mit der Mehrzahl seiner Schlingen (+) in der Figur nicht dargestellten Mitteldarm, sowie zum Dickdarm bis ans Rectum ausgedehnt ist. Indem an der genannten Stelle ein so beträchtlicher Theil des Darmcanals Befestigung an der Wirbelsäule empfängt, bildet sie die Wurzel des Gekröses (*Radix mesenterii*). Die Verschiebung des Duodenums durch seine bedeutende Schlinge distalwärts, gegen das Rectum hin, lässt beide Mesenterien, an ihrem Abgange von der Wirbelsäule, neben einander rücken, wodurch eine Einsenkung des Peritoneums als *Recessus duodeno-jejunalis* (*Rcrd*) gebildet wird. Durch völlige Vereinigung der zuvor noch getrennten beiden Peritonealabschnitte kommt es dann durch ein *Lig. recto-duodenale* (*Lrd*) zu einer directen Verbindung dieser beiden ursprünglich weit von einander entfernt bestehenden Darmstrecken. Das mag zugleich als Beispiel gelten für die Art und Weise der am Peritoneum stattfindenden Vorgänge.

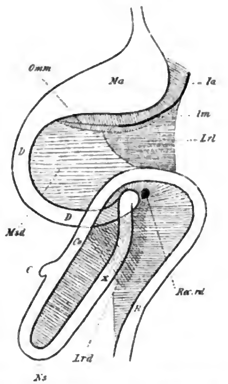
Die bei Echidna in scheinbar fremdartigster Gestaltung auftretende *Milz* (*sp*) wird zur Ursache ansehnlicher, die Säugethiere charakterisirender Veränderungen des Peritoneums. Sie ist in drei Fortsätze (Lappen) ausgedehnt. Der kürzeste, vordere (*la*) verläuft hinter der großen Curvatur des Magens im dorsalen Peritoneum. Der Lobus medius (*lm*) tritt in die große Magenmitteldarmschlinge, mehr dem Magen folgend, indess der längste, Lobus posterior (*lp*), gerade distalwärts bis zum Beginn des Rectums sich fortsetzt, mit diesem durch das Lig. recto-lineale im Zusammenhang, welches gleichfalls dem dorsalen Mesenterium angehört.

Wo der mittlere Fortsatz der Milz sich in das Mesogastrium einbiegt, entsteht an demselben eine Einknickung, wobei der dem Magen benachbarte Theil mehr ventralwärts geräth. Diese Faltung bildet den ersten Zustand des Omentum (Omentum majus), großen Netzes, wobei wir nicht behaupten wollen, dass die Knickung allein als Ursache zu gelten hätte. Hier ist aber die Ausgangsstelle (Fig. 145 und Fig. 146 *Omm*) einer durch das Mesogastrium mit dem Magen verbundenen peritonealen Duplicatur, welche über das Colon hinweg, mehr oder minder weit ins Cölom sich erstreckend, sich über die Schlingen des Mitteldarmes lagert. An ihrem freien Rande umbiegend, kommt sie in die hintere Wand der *Bursa hepato-enterica* (s. oben) und damit zur Umschließung in einer schon in niederen Abtheilungen vorhandenen Räumlichkeit des Cöloms. Den jetzt in gleichbleibender Art veränderten Eingang dazu bildet das *Winslowische Loch*. Das Omentum repräsentirt eine Tasche, *Bursa omentalis* oder den *Netzbeutel*, welcher vom Winslowischen Loche her zugängig, mit seiner hinteren Wand mit dem Colon Verbindungen eingehen kann, wie z. B. beim Menschen.

Die Vereinfachung der Milz unter Reduction vorzüglich ihrer hinteren Fortsätze bringt bei den übrigen Säugethieren wiederum Veränderungen des Mesenteriums hervor.

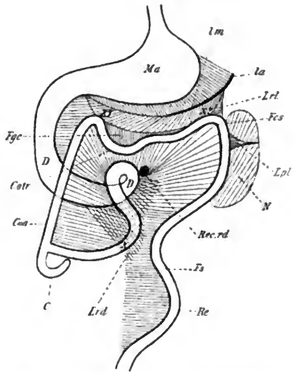
Für das Colon wird die proximal zum Dünndarm sich ausbildende Lage gleichfalls zu einer Quelle von großen Veränderungen des Mesenteriums. Wir betrachten das an menschlichen Embryonen (Fig. 145), wo an der sogenannten Nabelschlinge (*Ns*) zuerst sich eine Drehung darstellt, durch welche das anfänglich distal gelagerte Anfangsstück des Colons proximal tritt, wo vorher ein Theil des Dünndarmes lag. In Fig. 146 ist die Drehung bereits vollzogen, und man bemerkt dadurch das gesammte Colon vor dem Drünndarm liegend, aus der Vergleichung mit Fig. 145 den späteren Zustand leicht verstehend. Manche vermittelnde Stufen zu dieser Umänderung auch am Mesocolon sind bei Säugethieren

Fig. 145.



Schema des Darmcanals und der Mesenterien eines 3 cm großen menschl. Embryo. *Ma* Magen. *D* Duodenum. *Ns* Nabelschlinge. *C* Cöcum. *Co* Colon. *R* Rectum. *la*, *lm* vorderer und mittlerer Lappen der Milz. *Omm* Omentum. *Lrd* Lig. recto-duodenale. *Lrl* Lig. recto-lienale. *Rec.rd* Recessus recto-duodenalis. *Msd* Mesoduodenum. *x* Stelle der Schlingenbildung des Jejuno-Ileum. (Nach H. KLAATSCH.)

Fig. 146.



Schema des Darmcanals und der Mesenterien eines 5 cm großen menschl. Embryo. *N* Niere. *Coa* Colon ascendens. *Cotr* Colon transversum. *Fcs* Flexura coli sinistra. *Fs* Flexura sigmoides. *Fgc* Fossa gastrocolica. *Lrl* Lig. recto-lienale. *Lpl* Lig. pleuro-colicum. *Re* Rectum. Andere Bezeichnungen wie auf nebenstehender Figur. (Nach H. KLAATSCH.)

als dauernde Einrichtungen anzutreffen, wie man ja in der gesammten Erscheinung der Mesenterien einen zu stetem Fortschritte führenden Vorgang erkennen muss. Das ganze Darmsystem zeigt sich in seiner Herrschaft über das Cölom, welches ja ursprünglich von ihm seine Entstehung nahm, und diese Herrschaft wird durch den Inhalt des Cöloms und durch die jenem zugetheilte Serosa vermittelt in ihren mannigfaltigen Zuständen als Peritoneum, Mesenterium und Ligament.

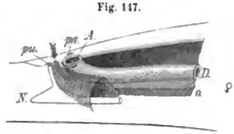
H. KLAATSCH, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der Wirbelthiere. I. u. II. Theil. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

Vom Porus abdominalis.

§ 303.

Anschließend an das Cölom muss noch eine Organisation zur Darstellung kommen, durch welche ein directer Zusammenhang mit der Außenwelt bedingt wird. Als *Porus abdominalis* pflegt er in sehr verschiedenen Befunden aufgeführt zu werden, und die Acten hinsichtlich deren Genese und Bedeutung sind noch keineswegs geschlossen, so dass auch hier künftigen Forschungen Vieles vorbehalten bleibt. Die Fische sind das Gebiet der Verbreitung dieser Poren, deren Lage eine verschiedene ist. Sie finden sich bald hinter oder zur Seite der Urogenitalöffnung (Cloake) bei Selachiern und Ceratodus, bald neben dem After bei Spatularia, Amia und Salmoniden (Fig. 147), bald hinter dem After, aber vor der Ausmündung der Genitalgänge bei Chimären, Acipenser und Mormyrus. Es besteht aber nicht ein einheitlicher Porus als Regel, sondern er kommt zumeist paarig vor. Die Beziehung des Cöloms zum umgebenden Medium, hier also zum Wasser, ist für alle echten Pori abdominales das Gemeinsame. Eine verschiedene Bedeutung scheint den Abdominalporen der Cyclostomen zuzukommen, welche dem Geschlechtsapparat zugehörig, einem Porus genitalis, wie er bei den Teleostei besteht, vergleichbar sind (M. WEBER).

Fig. 147.



Lage der verschiedenen Pori bei Coregonus. Linke Körperhälfte. *D* Darm. *A* After. *pa* Porus abdominalis. *o* Ovar. Der Pfeil bezeichnet den Porus genitalis. *N* Niere. *pu* Porus urethralis. (Schema.) (Nach M. WEBER.)

Ob die Pori abdominales von Segmentalgängen stammen, ist nicht sichergestellt, es bliebe aber auch noch für diesen Fall nicht nur die physiologische Bedeutung zu ergründen, sondern auch für jene Gänge noch Manches zur Aufklärung. Dass verdünntere Theile in den echten Pori gegeben sind, lehrt das Verschwinden des einen Porus oder auch beider bei manchen Individuen von Fischen, denen sie sonst regelmäßig zukommen. Es wird dann für den fehlenden Porus abdominalis eine Verbindung des Integuments an entsprechender Stelle getroffen.

Verwechselungen des Abdominalporus ergeben sich besonders mit einem Porus genitalis, welcher der Entleerung der Keimstoffe aus dem Cölom dient (Salmoniden). Dann giebt das Verhalten des Peritoneums an den inneren Mündungen die Differenz von den auch hier bestehenden dichten Poren zu erkennen.

M. WEBER, Die Abdominalporen der Salmoniden nebst Bemerkungen über die Geschlechtsorgane der Fische. Morph. Jahrb. Bd. XII.

Von den Athmungsorganen der Wirbellosen.

Allgemeines.

§ 304.

Hier liegt nicht ein besonderes Organsystem vor, sondern wir sehen, wie die Athmung im Thierreiche auf verschiedene Weise den ihr zu Grunde liegenden Process des Austausches von Gasarten, Sauerstoff gegen Kohlensäure in Vollzug bringt und daher sehr verschiedener Einrichtungen sich bedient. Da es sich dabei um atmosphärische Luft handelt, deren Sauerstoff an den Körper abzugeben ist, wogegen die Abgabe verbrauchten Sauerstoffs in der Kohlensäure erfolgt, um von manchen nicht durchgreifenden Einzelheiten minder wichtiger Art hier nicht zu reden, so besteht in der Außenwelt die Quelle in den den Körper umgebenden Medien: Wasser oder Luft.

Im *Wasser* findet sich die erste Existenz aller Lebewesen. Wo bei den Thieren die erste Athmung besteht, wird sie durch das Wasser vermittelt. Es ist aber keineswegs der ans Wasser chemisch gebundene Sauerstoff, dem hierbei eine Rolle zukommt, *sondern nur die im Wasser vertheilte Luft*, von welcher bei der Athmung im Wasser die Entnahme des Sauerstoffes stattfindet. Die Athmung im Wasser, die man mit jener Einschränkung auch *Wasserathmung* zu heißen pflegt, bildet die niedere Form, und ist die ursprüngliche; sie wird vom Luftgehalt des Wassers beherrscht, mit dessen Verbrauch der Werth der Wasserathmung für den Organismus sich mindert, um schließlich ganz zu verschwinden, wenn nicht ein Ersatz Platz greift.

Es ist leicht zu verstehen, wie die Athmung in der Luft, die *Luftathmung* kürzer bezeichnet, gegen jenen anderen Zustand den höheren, weil vollkommneren vorstellt. Das giebt sich kund an der ganzen Organisation der betreffenden Thiere. Die Luftathmung folgt erst der Wasserathmung und kennzeichnet in vielen Abtheilungen der Thiere die höhere Organisation, indem sie diese bedingt und auch begleitet. Aus dieser Ordnung ergeben sich vielerlei auch die Ontogenese der Thiere leitende, ja sie beherrschende Zustände.

Da die Außenwelt in dem den Körper umgebenden Medium die Vermittlerin der Athmung ist, kommt dem *Integument* auch darin eine hohe Bedeutung zu mit vielen anderen Wechselwirkungen zwischen dem Organismus und seiner Umgebung. Noch bevor ein Ectoderm entstanden ist, bietet die Leibesoberfläche eine bedeutende Mannigfaltigkeit der Gestaltung durch Fortsatzbildungen des Exoplasma, welche Beziehungen zum umgebenden Medium vermitteln (*Protozoen*). Wir verweisen in dieser Hinsicht auf das darüber schon früher (Bd. I § 18) Berichtete. Mit dem Ectoderm ist jene Function des *Exoplasma* auf dieses übergegangen, und das Ectoderm dient auch der Athmung. Die Vergrößerung der Körperoberfläche bewirkenden Fortsatzgebilde, in mannigfaltiger Weise sich verhaltend, vermehren die respiratorische Function der Oberfläche. Man bezeichnet

sie im Allgemeinen als *Kiemen* (Branchia). Solche Bildungen können nur beim Leben im Wasser bestehen, wenn nicht zugleich Sicherungen gegen das durch die Luft bedingte Eintrocknen der Oberfläche und dadurch gegen die Störung der Wirksamkeit der respiratorischen Factoren gegeben sind, also solche Einrichtungen, welche die Wasserathmung auch in der Luft erhalten. Canäle, welche nach außen münden und da Wasser aufnehmend im Körper in verschiedener Art sich vertheilend durchziehen, können für Kiemen einen Ersatz vorstellen (Wassergefäßsytem), werden aber zweckmäßiger bei den Excretionsorganen betrachtet.

Mit der *Luftathmung* verliert das Ectoderm seine respiratorische Function, wenn auch keineswegs vollständig. Jedenfalls kommt es nicht *mehr zur äußeren Kiemenbildung*. Andere Organe treten auf, welche *Luft in den Körper* führen und hier zur Vertheilung bringen. Die Vermittelung der Respiration durch das Wasser ist ausgeschlossen. Die mit der atmosphärischen Luft in Contact stehende Oberfläche des Körpers ist aus dem schon vorhin angeführten Grunde nicht mehr zum Sitze der Athmung geeignet. Die betreffenden Organe nehmen im Inneren des Körpers ihre Verbreitung oder doch ihre Lage ein. Im Wesentlichen sind es wieder *zweierlei Bildungen*. Die eine wird durch ein Röhrensystem vorgestellt, Tracheen, welche sich im Körper vertheilen. Die dadurch vertheilte *Luft sucht die Organe, ja sogar die Gewebe auf*. Im anderen Falle gelangt die aufzunehmende Luft alsbald in weitere Räume (*Lungen*), an deren Wandungen *sie von der ernährenden Flüssigkeit des Körpers aufgesaugt wird*.

An das Integument geknüpfte Athmungsorgane.

§ 305.

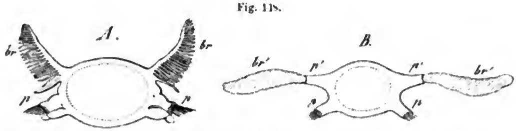
Während bei den Cölenteraten noch alle der Respiration dienenden, besonderen Organbildungen fehlen, und diese Function theils durch die gesammte Körperoberfläche, theils auch durch das Darmsystem vollzogen wird, kommt es in der großen Abtheilung der Würmer zur ersten Sonderung von Organen für die Athmung, wobei der Ausgang von der Körperoberfläche geschieht. Wir sprechen hier nicht von niederen Formen, wo viele auch andere Verrichtungen besorgende Fortsatzgebilde den Namen von »Kiemen« tragen, dessen Bestreitung nicht unsere Absicht ist. Mit Bestimmtheit treffen wir Kiemen bei den chätopoden Würmern, aus bestimmten Theilen hervorgegangen und durch ihr Verhalten zum Gefäßapparat und ihren sonstigen Bau zu *Kiemen* umgewandelt.

In diese Beziehungen zur Athmung treten erstlich die Kopftentakel. Bei einigen (Pectinaria, Terebella) führen diese Gebilde perienterische Flüssigkeit und erscheinen noch nicht sicher als Kiemen bestimmbar. Bestimmter ergeben sie sich als solche bei den Pheruseen (Siphonostoma). Bei den Sabelliden sind sie noch weiter differenzirt, und die einzelnen Kiemenfäden sind zu einer ferneren Vergrößerung der Oberfläche mit secundären Fiederchen besetzt.

Wie durch weitere Ausbildung der Kopftentakel Kiemen hervorgehen, so erscheinen auch *Kiemen als Anhangsgebilde der einzelnen Körpersegmente* durch

Modificationen der den Parapodien angefügten, oder auch als besondere Anhänge (Cirren). Im einfachsten Zustande zeigen die Cirren keine Umbildung, bergen aber eine Fortsetzung der Leibeshöhle, so dass nur die ernährende Flüssigkeit in sie eintreten kann. Auch das Vorkommen von Cilien ist für die respiratorische Bedeutung von Belang. Indem die Wand der Cirren an einzelnen Stellen bedeutend dünner ist, werden diese für das Zustandekommen des Gasaustausches bevorzugt. In der Regel sind die dorsalen Cirren in dieser Ausbildung zu treffen. Die sogenannten Elytren (Aphroditeen) gehören gleichfalls in diese Reihe von Fortsatzbildungen. Sie stehen mit der Leibeshöhle in weiter Communication. Bestimmtere Beziehung zur Athemfunction erlangen sie, indem das Blutgefäßsystem sich in sie fortsetzt. Sie stellen *Kiemen* vor, entweder als einfache Fortsätze, zuweilen blattförmig oder mit Ramificationen verschiedenen Grades, kammförmig

Fig. 118.



Schemata senkrechter Querdurchschnitte von Ringelwürmern, zur Darstellung der Anhangsgebilde. *A* Querdurchschnitt von Eunice, *B* von Myrianida. *p* Bauchstummel. *p'* Rückenstummel. *br* Kiemen. *br'* Cirren.

(Fig. 118 A) oder dendritisch, bald über eine große Metamerenzahl verbreitet, bald nur auf einzelne beschränkt. Vordere Kiemenbüschel entfalten sich mächtig bei tubicolen Anneliden, und so erscheint auch hier überall die Anpassung.

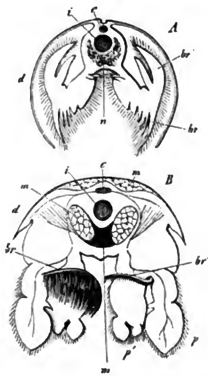
Wiederum Fortsatzbildungen der Körpermetameren lassen bei den Crustaceen Kiemen hervorgehen. Die Verbindung von Kiemen mit den Gliedmaßen der Würmer lässt eine Vorbildung der bei Crustaceen weiter entwickelten Einrichtung erscheinen, die hier typisch geworden ist. Ob sie von jenen direct sich ableitet, ist zweifelhaft.

Die allmähliche Ausbildung der Kiemen lässt sich durch die Reihe der Krustenthiere verfolgen, und die Functionen der Athmung und der Ortsbewegung sind häufig so innig mit einander verbunden, dass es schwer ist zu entscheiden, ob gewisse Formen dieser Körperanhänge als Kiemen oder als Füße, oder als beides zugleich gelten dürfen. Nicht selten ist die Umwandlung der Locomotionsorgane in Athmungswerkzeuge in der Reihenfolge der Gliedmaßen eines und desselben Individuums wahrnehmbar. Die kiementragenden Metameren sind sehr verschieden, so dass man sagen kann, die Gliedmaßen jedes Segmentes seien befähigt, aus einem ihrer beiden primitiven Äste Kiemengebilde zu entwickeln. Wie der Ort, so wechselt die Zahl und die Structur dieser Organe.

Wo die Füße selbst Kiemen vorstellen, erscheinen sie als breite, dünne Lamellen (vergl. Fig. 118 *A*, *br*), deren bedeutende Oberfläche der Wechselwirkung zwischen dem in ihnen kreisenden Blute und dem umgebenden Wasser günstig ist. Solche Gebilde zeigen sich verbreitet (Branchiopoden), meist eine größere Anzahl

von Fußpaaren erscheint als Kiemen und auch anders geformte Anhänge geben sich in ihrer Structur als respiratorische Organe zu erkennen. Als Kiemenblätter erscheinen auch die Bauchfüße selbst (Isopoden). Dagegen tritt eine andere Bildung auf (Stomapoden), indem die Schwimmfußpaare des Abdomens an ihrer Basis ein median gerichtetes Büschel verzweigter Kiemenfäden tragen (*B*, *br*).

Fig. 149.



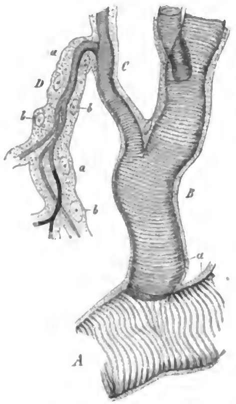
Querschnitte von Crustaceen. *A* eines Phyllopoden (Limnetis) (nach GRUBE), *B* von Squilla (nach MILNE-EDWARDS). *c* Herz. *i* Darm. *n* Bauchmark. *p*, *p'* Gliedmaßen. *m* Magen. *br*, *br'* Kiemen. *d* Duplicatur des dorsalen Integuments, in *A* eine Schale vorstellend.

Eine continuirliche Reihe von den einfachsten zu den complicirtesten Verhältnissen führt von den Schizopoden zu den *Decapoden*. Ersteren fehlen gesonderte Kiemen nicht selten (Mysiden), oder sie erscheinen als verästelte Anhänge der Gliedmaßen des Cephalothorax. Allmählich entwickelt sich eine Duplicatur vom Hautskelete des Cephalothorax her und bildet eine den seitlichen Raum deckende Lamelle. In diesem Raum lagern die Kiemen: er wird zur seitlich geschlossenen Kiemenhöhle (Decapoden), welche durch eine Spalte mit dem umgebenden Medium in Verbindung steht. Indem sich die Decklamelle der Kiemenhöhle ventral enger an den Körper anlegt, wird die anfänglich einfache, dem Wasser Einlass gewährende Längsspalte in zwei Abschnitte zerlegt, und so bildet sich eine größere hintere und eine weiter nach vorn gelegene kleinere Öffnung. Eingang und Ausgang für Wasser sind also getrennt und damit wird für die Athmung eine Vervollkommnung erreicht. Dieser entspricht auch die Vermehrung der Kiemen, indem auch die Wand der Kiemenhöhle Ursprünge dafür bietet. Bei den meisten Decapoden ist die Kiemenzahl vermehrt, indem die vordersten Fußpaare mit mehreren Kiemen versehen sind und auch einige Paare der Kieferfüße an dieser Einrichtung theilnehmen. Eine schärfere Sonderung der respiratorischen Gliedmaßen drückt sich in jeweils eine größere Zahl von Lamellen bildenden Kiemen aus (Pöcilopoden). Äußere Organe finden somit bei einem Theile der Articulaten in den Kiemen in einem großen Reichthume respiratorische Verwerthung und begründen die Bezeichnung **Branchiata**, im Gegensatze zu den bei den übrigen Gliederthieren waltenden Tracheen, woraus deren Benennung **Tracheata** entsprang.

Wie schon oben (Bd. I, S. 79) angegeben, ist wohl gleichfalls das Integument der Ursprung dieser Gebilde, eines *Luft führenden Röhrensystems*, welches von Einsenkungen des Integumentes, vielleicht von Drüsen ausging. Einem im ersten Zustande mehr unregelmäßigen Verhalten (Peripatus) folgt eine regelmäßige Anordnung und symmetrische Vertheilung der *Tracheen*. In einfachen Befunden sich

bei Myriapoden erhaltend, kommt bei den Insecten größte Mannigfaltigkeit zur Entfaltung. Die Tracheen bestehen aus einer äußeren Zellenschicht (Fig. 150 *a*), die innen von einer *mit dem Integument im Zusammenhang stehenden Chitinhaut* ausgekleidet wird. Die Chitinschicht ist die wesentlichste Bedingung der Elasticität und zeigt unter Zunahme der letzteren verdickte Stellen in Form eines ins Tracheenlumen vorspringenden Spiralfadens. An einzelnen Stellen bilden die Tracheen sackförmige Erweiterungen; dann ist jene spiralig angeordnete Verdickungsschicht unterbrochen. Diese Chitinschicht stellt mit ihren Spiralleisten keine specifische Einrichtung vor, denn an den Ausführgängen vieler Drüsenapparate besteht ein ganz ähnlicher Bau.

Fig. 150.



A Stück eines Tracheenstammes einer Raupe mit Verzweigungen *B*, *C*, *D*. *a* epithelartige Zellenschicht. *b* Kerne.

Die äußeren Öffnungen (*Stigmata*) der Tracheen sind bei der regulären Anordnung paarig zu beiden Seiten des Körpers in wechselnder Zahl gelagert und können an jedem Körpersegmente vorhanden sein. Jedes *Stigma* bildet eine quer ovale, von ringförmiger Verdickung des äußeren Chitinskelets umgebene Spalte, die durch Klappenvorrichtungen geöffnet oder geschlossen werden kann. Der vom Stigma abgehende Tracheenstamm löst sich früher oder später in kleinere Äste auf, aus denen feinere, die Organe umspinnende Zweige hervorgehen. Die Art der Verzweigung, wie Länge und Stärke der Äste ist sehr verschieden. Durch *Verbindung einzelner Tracheenstämme* unter einander kann ein längs oder quer gerichtetes Röhrensystem den Körper durchziehen, dem erst secundär die Verzweigungen entspringen.

Auf die Tracheenverbreitung im Körper gründet sich die oben hervorgehobene Verschiedenheit der Tracheaten von den Branchiaten.

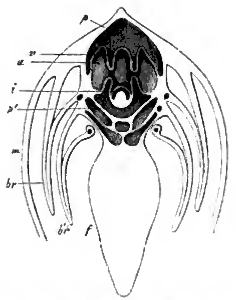
Die Anpassung an den vorzüglich bei Larven bestehenden Aufenthalt im Wasser verknüpft sich im höchsten Grade ihrer Ausbildung mit einer Rückbildung aller Stigmen und der von ihnen ausgehenden Stämme. Daraus geht das *geschlossene Tracheensystem* hervor (Larven amphibiotischer Pseudoneuropteren). Hier bestehen die Längsstämme als die Haupttheile des Apparates, der sich sowohl nach dem Darm wie nach der Leibeswand verzweigt. An beiden Theilen rufen sie die Ausbildung von Organen hervor, an denen der Austausch der Gase vor sich geht.

Die am Integument sich verzweigenden Tracheen vermitteln eine dermale

Respiration (Perliden). Daran knüpft sich die Ausbildung von Oberflächenvergrößerungen, welche zur Bildung von äußeren Fortsätzen führt, in denen Tracheen vorzugsweise sich verzweigen (*Tracheen-Kiemen*). Diese Organe bilden bald Büschel, bald Blättchen und halten bei Ephemeriden und Perliden das Abdomen besetzt, oder finden sich auch noch als Büschel am Thorax (Perliden). Die Dermalrespiration ist hier auf bestimmte Organe localisirt. Bei der Büschelform kommt eine größere Oberfläche zu Stande, was bei der Blattform compensirt wird durch die Bewegungen der Blättchen und den damit geförderten rascheren Wasserwechsel. Bei Ausbildung der Tracheenverzweigung am Enddarm übernimmt dieser die respiratorische Function (Larven von Aeschna). Somit erlangt hier ein Darmtheil Beziehung zu der Respiration.

Wie bei Insecten gewisse Stigmen bevorzugte Ausbildung erreichen und schließlich die allein herrschenden werden, so kommt eine Minderung der Stigmen auch weiterhin zur allgemeinen Erscheinung (Arachniden). Seitliche Längsstämme (*Galeoden*) erinnern an Insecten. Drei Stigmenpaare werden Besitz anderer Arachniden. Eine bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit besitzt das Tracheensystem in der baldigen Theilung eines Tracheenstammes in eine große Anzahl kurzer, lamellenartig abgeflachter und wie Blätter eines Buches an einander liegender Äste, wodurch das ganze Organ auf einen kleinen Raum beschränkt wird. Solche *Blättertracheen* hat man als »Lungen« bezeichnet. Vier Paare derselben münden am Abdomen (*Scorpione*). Daran schließen sich Reductionen auf zwei und auf ein Paar, bis endlich eine völlige Rückbildung Platz greift.

Fig. 151.



Senkrechter Querschnitt durch eine Anodonta. *m* Mantel. *br* äußeres, *br'* inneres Kiemenblatt. *f* Fuß. *v* Herzkammer. *a* Vorhof. *p*, *p'* Pericardialhöhle. *i* Darmcanal.

Noch einmal bei Wirbellosen entfaltet das Integument Athmungsorgane als *Kiemen*, welche von jenen der Anneliden und der Crustaceen durch den Mangel metamerer Beziehungen wesentlich verschieden sind. Es sind die Mollusken durch den Besitz solcher Kiemen ausgezeichnet, welchen durch die Sonderung der Gesammtoberfläche in »*Mantel*« und »*Fuß*« zwischen beiden eine fast allgemein sich erhaltende Lage zukommt. Faltungen des Integumentes, Reihen von Lamellen sind die rings um den Körper verbreiteten Anfänge (*Placophoren*). In weiterer Ausbildung entstehen blattartige Gebilde (*Lamellibranchiaten*) in bedeutender Ausdehnung und auch Complication der Structur, welche aus viel einfacherer Anlage entstehen (Fig. 151 *br*, *br'*). Ihr freier Rand ist gegen die Ventralfläche gerichtet.

Jederseits ein Paar solcher Kiemen, ein inneres, mediales und ein äußeres lateral gelagertes Paar bilden die Regel. Das erstere ist häufig das größere.

Jedes Kiemenblatt entwickelt sich aus einer Reihe neben einander hervorsprossender Fortsätze, die bei vielen auch ferner isolirt bleiben und einzelne, parallel neben einander gelagerte Kiemenfäden vorstellen. Bei der Mehrzahl dagegen geht diese Kieme in einen anderen Zustand über durch Verbindung der Kiemenfäden unter einander.

Parallel gereihte Plättchen in der gleichen Lagerung zu Mantel und Fuß bilden auch bei *Gastropoden* den Anfang, welcher in anderer Richtung sich differenzirt. Das geschieht sowohl in der Ausbildung der Kiemen selbst, an welchen die Symmetrie sich verliert, so dass schließlich nur eine erhalten bleibt, als auch in der Lage zum Körper, wobei die Entfaltung des Mantels zur Umschließung der Kiemen mit der Entstehung einer *Kiemenhöhle* von größter Bedeutung wird. Der ganze Organismus ist in seiner Gestaltung von den Athmungsorganen und dem in ihrem Dienste stehenden Mantel mit Schale beeinflusst (*Prosobranchiata*). Freier werden mit dem Verluste jener beiden Organe auch die Kiemen in ihrer Verbreitung, aber sie erlangen darin, wie in ihrer Ausbildung eine unendliche Mannigfaltigkeit (Opisthobranchiaten) und können sogar gänzlich verloren gehen. Das kann auch aus einer Anpassung an geänderten Aufenthalt hervorgehen, wobei ein Theil der Athemhöhle in eine *Lunge* sich umwandelt (Pulmonata).

Die Kiemen der Cephalopoden entstehen zwischen Mantel und Fuß, ähnlich wie sie bei manchen Gastropoden dauernd erscheinen. Erst mit der Entwicklung des Mantels rücken sie in die Tiefe und lagern dann in einer Mantelhöhle, die an der bei Vergleichung des Thieres mit den Gastropoden der Hinterseite gleich zu setzenden Fläche sich öffnet. Bei allen sind die Kiemen symmetrisch angeordnet, zu vier (Nautilus) oder (alle übrigen lebenden Cephalopoden) zu zwei vorhanden.

Jede Kieme hat meist eine pyramidale Gestalt, mit der Spitze lateral, mit der Basis median gerichtet. Sie besteht entweder aus dicht an einander liegenden, sich allmählich gegen die Spitze hin verjüngenden Blättchen (Nautilus und die meisten Loliginen), oder aus vielfach gewundenen Hautfalten, welche zwischen den beiden Kiemengefäßen entspringen (Octopoden).

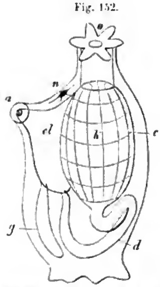
Der Athmungsmechanismus combinirt sich auch hier mit der Ortsbewegung. Bei jedesmaliger Erschlaffung der Muskulatur des Mantelrandes strömt Wasser in die Kiemenhöhle durch deren Spalte, namentlich zu beiden Seiten des aus dem Fuße entstandenen Trichters, ein und wird nach Bespülung der Kiemen durch die Contractionen des Mantels ausgetrieben. Dabei schließt sich die Spalte der Athemhöhle, so dass nur noch der Trichter als Ausweg besteht, der nicht bloß dem Wasser zum Durchtritt dient, sondern sich beim Ausstoßen desselben auch activ betheiligt. So stehen Mantel und Fuß in Beziehung zur Respiration und lassen eine Solidarität des ganzen Thierstammes auch in dieser höchsten Abtheilung der Mollusken erkennen.

Athmungsorgane des Darmes.

§ 306.

Dem Integument und mit diesem auch dem *Ectoderm* bleibt schon unter den Wirbellosen die primitive Beziehung zur Respiration keineswegs erhalten, und außer manchen, nur in der Kürze berührten Versuchen der Antheilnahme an jener Function von Seiten des Darmsystems, begegnen wir solchen von höherer Bedeutung, da durch sie die Verknüpfung mit den Wirbelthieren vermittelt wird. Vom Eingange her erfolgte die Phylogenese, wie durch die Ontogenese bestätigt wird, welche ebenda die ersten Differenzirungen darbietet. Mit der Nahrung aufgenommenes Wasser dient der Athmung und entfernt sich durch zuerst in der Zweizahl aufgetretene Öffnungen (*Spiracula*), welche, von ectodermaler Entstehung, die Körperwand durchbrechen, wie es noch bei den niedersten *Tunicaten* (Appendicularia) der Fall ist. Die *Verbindung der Athmung* mit der *Nahrungsaufnahme*, wie sie bei den Tunicaten zur herrschenden Einrichtung wird, scheint eine viel größere Verbreitung besessen zu haben, als gegenwärtig zu übersehen ist. Entfernt von Verwandten stehende Formen, wie *Balanoglossus*, lehren das Vorkommen ähnlicher Einrichtungen, deren bedeutende Mannigfaltigkeit auch für die Tunicaten bezeugt ist. Jene beiden ersten Spiracula der Appendicularien bilden den Ausgangspunkt, nicht sowohl für gleichartige Bildungen, welche den Athmungsorganen angehören, als vielmehr für einen ganzen Apparat, der dem Darmsystem angehört. Indem wir jene Abkömmlinge des Darmes vor Allem betrachten, finden wir sie zur Entstehung von zwei Schläuchen führend, welche den vorderen Theil des Darmes umwachsen. Sie bilden eine bedeutende Räumlichkeit, welche auch an anderen, vom Darm ausgehenden Umgestaltungen des ganzen Körpers (Thaliaceen) theilnimmt. Indem jener erste Theil des Darmes zur *Kiemenhöhle* wird, bildet sich bei den hier näher zu betrachtenden Ascidien unter Vereinigung der beiden Schläuche der *Peribranchialraum* (Perithorakalraum der Autoren). Eine Einsenkung der Oberfläche des Leibes nähert sich der Verbindungsstelle der beiden Hälften des Peribranchialraumes und bildet nach geschehenem Durchbruch eine Communication nach außen, die Auswurfsöffnung (Fig. 152 *a*). Ventral persistirt die Trennung der beiden Räume. Mit der Vereinigung der beiden, die Kiemenhöhle umwachsenden Schläuche und der äußeren Einsenkung wird auch die Afteröffnung in den Bereich dieses Raumes gezogen. Dieser Abschnitt bildet dann die *Cloake* (*cl*). In der Wandung der Kiemenhöhle entstehen Durchbrechungen nach dem Peribranchialraum, Kiemenspalten, welchen somit eine ganz andere Bedeutung zukommt als den beiden primären Spiracula.

Fig. 152.



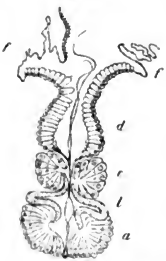
Schema einer Ascidie. *o* Eingangsöffnung. *k* Kiemenhöhle. *c* Bauchrinne. *n* Ganglion. *d* Darm. *cl* Cloake. *g* Geschlechtsorgan. *a* Auswurfsöffnung.

Allmählich bildet sich die ganze Wandung der Athemhöhle zu einem Gitterwerk um, mit feinen, in Reihen geordneten Spalten von Wimpern umsäumt. In den Stäben des Gitterwerks verlaufen Blutbahnen. Das durch die Eingangsöffnung (*o*) einströmende Wasser tritt durch die Spalten in den Peribranchialraum, von wo es zur gemeinschaftlichen Auswurfsöffnung (*a*) geleitet wird. Bei den zusammengesetzten Ascidien sind die Auswurfsöffnungen einer Anzahl von Individuen zu einer gemeinsamen Höhle vereinigt, so dass jede dieser Gruppen eine einzige im Centrum gelegene, von den Eingangsöffnungen umgebene Auswurfsöffnung besitzt.

Der Eingang in die Athemhöhle wird besonders bei den Ascidien von Tentakelbildungen umgeben, die theils äußerliche Fortsätze vorstellen, theils entfernter vom Eingange angebracht sind und gegen die Öffnung gerichtet werden können. Das Gitterwerk der Kieme (*k*) bietet theils in der Anordnung der es zusammensetzenden Stäbe, theils in der Form und Zahl der Spiracula außerordentliche Verschiedenheiten sowie auch Vorsprünge mannigfacher Art. Am auffallendsten sind die zungenförmigen Fortsätze (»Languets«, Ascidien und Pyrosomen), welche in einer dorsalen Längsreihe stehen (epibranchiale Organe). Ihnen gegenüber liegt die bereits erwähnte Hypobranchial- oder Bauchrinne.

Bezüglich der Athemhöhle ist hervorzuheben, dass in der Anordnung der *Spiracula* mehr oder minder eine *Metamerie* zum Ausdruck kommt, an welcher jedoch die übrige Organisation keinen Antheil nimmt. Sie ist nur auf den Athemsack beschränkt. Von der Einrichtung bei *Ascidien* leiten sich mancherlei andere ab, bei den Cyclomyarinen, Pyrosomen und Thaliaceen, durch welche auch die allgemeine Körperform zum großen Theile beeinflusst wird. Es ist sowohl die Athemhöhle als auch der Peribranchialraum, denen hierbei eine Rolle zukommt, und der Eingang zu ersterer (der primitive Mund), sowie die Ausmündung des letzteren können, anstatt wie bei Ascidien einander benachbart zu sein, in diametrale Lage gelangen.

Fig. 153.



Querschnitt durch die Bauchrinne von Salpa bicaudata (Kettenform). *a*—*d* Abschnitte der Rinne. *f* Cilien am Rande.

Die *Hypobranchialrinne* bildet einen für den gesammten Organismus sehr wichtigen Apparat, indem mit der innerhalb der Kiemenhöhle stattfindenden Vertheilung des Wassers, sowie der darin suspendirten, etwa zur Ernährung dienenden Stoffe ein Zusammenhang besteht. Eine den Eingang in die Kiemenhöhle auskleidende *Wimperschnur* leitet zum Anfang jener Rinne und bringt durch ihre Thätigkeit die Nahrungsstoffe zur Weiterbeförderung in die Rinne, deren Epithelauskleidung bedeutende Complicationen besitzt. Indem wir in der nebenstehenden Abbildung auf die langen Cilien verweisen, welche, vom Grunde der Rinne ausgehend, die Fortbewegung jener Stoffe besorgen, sehen wir die Hypobranchial-

rinne und ihren Zubehör für die Athemhöhle hinsichtlich der Ernährung in hoher Bedeutung. Sie tritt bei ihrer respiratorischen Function doch in enge functionelle Beziehung zum Darm, für dessen Leistung sie eine nothwendige Verrichtung übernommen hat. Andererseits ist aber auch die Entziehung der Fremdkörper aus dem zu respirirenden Wasser von hohem Belang, besonders im Hinblick auf die in den Kiemen ausgesprochenen feineren Structuren. Dass auch ein Schleimsecret geliefert wird, kommt für die Function der Rinne gleichfalls in Betracht.

Für diese Secretbildung ist die Structur der Wandung der Rinne (Fig. 153) von Wichtigkeit, so dass die Rinne auch als *Drüsenorgan* aufgefasst werden kann. Jedenfalls bleibt darin ein Theil der Darmwand erhalten, nachdem der größere Theil mit der Bildung der Spiracula speciell in den respiratorischen Dienst getreten ist. Erfolgt auch die Ausbildung der Rinne, so ist sie dem ursprünglichen Verhalten nicht entfremdet und fungirt in beiden Beziehungen. Darin liegt der hohe Werth der ganzen Einrichtung, auf welchen die mit mancher Rückbildung verbundene Erhaltung bei allen Vertrebraten gegründet ist.

Von den Athmungsorganen der Wirbelthiere.

Respiratorische Organe der Kopfdarmhöhle.

Allgemeines.

§ 307.

Die schon früher hervorgehobene Bedeutung der Kopfdarmhöhle für die Athmung kommt in mancherlei Organbildungen zum morphologischen Ausdruck und lässt diese in engstem Connex mit der Gesammtökonomie der Wirbelthiere erkennen. Da es sich bei der Athmung um eine Diffusion von Gasen handelt, die einerseits von der ernährenden Flüssigkeit des Organismus, dem Blute, an das umgebende Medium abzugeben, andererseits aus demselben Medium in jene Flüssigkeit aufzunehmen sind, gehören jenem Medium zugekehrte Flächen des Körpers, unter denen eine Blutgefäßvertheilung stattfindet, zu den Bedingungen des Vollzugs jener Leistung. Diese wird um so rascher von statten gehen, je dünner die trennende Gewebsschicht ist, und um so intensiver erfolgen, je größer die gesammte Contactfläche. Dazu kommen noch besondere Umstände der Circulation. Kohlensäurereiches Blut wird den Athmungsorganen zugeführt, sauerstoffreiches wird aus ihnen abgeleitet.

Nach den Medien scheiden sich die Organe in solche, welche im Wasser, und in solche, welche in der Luft fungiren. Die ersteren werden als *Kiemen*, die letzteren als *Lungen* bezeichnet. Beide Apparate treffen wir in vielfachen Modificationen.

Die Kiemen stellen auch bei den Wirbelthieren den niedersten Zustand der Athmungsorgane vor, den sie ererbt haben, und der in seinen Spuren in den höchsten Abtheilungen fortbesteht. Sie werden vom Wasser bespült, und das in

ihnen circulirende Blut tauscht seine Kohlensäure gegen den Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft ein. Dagegen sind die Lungen der Athmung günstigere Einrichtungen. Sie nehmen direct Luft auf, mit der jener Austausch vollzogen wird. Es ist also hier die atmosphärische Luft selbst, welche der Athmung dient, während bei den Kiemen es sich nur um vertheilte Luft handelt. Der dem Organismus reicheren Sauerstoff zuführende Apparat ist daher der höhere, welcher, einmal angebahnt, den anderen außer Curs setzt und sich allmählich zum alleinherrschenden gestaltet.

Indem bei den Wirbelthieren *zweierlei Organe* für die Athmung bestehen, jedes in besonderer Art eingerichtet, aber beide in verschiedenem Werthe, so wird das höhere Organ, einmal angelegt, allmählich das niedere verdrängen; aber da die Ausbildung des höheren zur Übernahme der vollen Athmungsleistung nur eine allmähliche sein kann, wird ein *gleichzeitiges* Bestehen beider auf dem Wege der aufsteigenden Entwicklung der Wirbelthiere liegen müssen. So finden wir denn auch Zustände, in denen beiderlei Organe gleichzeitig vorkommen.

Aus dem niederen Zustande der später die Lungen darstellenden Organe leiten sich andere Organe ab, die noch nicht respiratorisch fungiren, das sind die sogenannten *Schwimmblasen* der Fische. Wir treffen also die Lungen nicht als solche vom ersten Beginne an, sondern als luftaufnehmende Organe von anderer Bedeutung. Erst allmählich erwerben sie die Befähigung zur Concurrenz mit den ursprünglichen Athmungsorganen und werden damit zu Lungen. Diese sind also von den Wirbelthieren erworbene Organe, demgemäß bestehen von ihnen auch noch indifferente Zustände, die wir in den Schwimmblasen sehen.

Wir sondern also die mit der Kopfdarmhöhle verbundenen Athmungsorgane in zwei Abtheilungen: 1) *Kiemen*, 2) luftaufnehmende Organe: *Schwimmblasen* und *Lungen*.

Von den Kiemen.

a) Niederste Form.

§ 308.

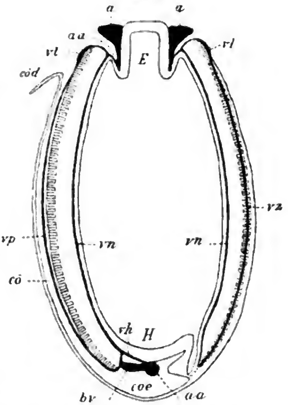
Die als Kiemen zu bezeichnenden Bildungen der Wirbelthiere sind in ihren ersten Anfängen als schließlich nach außen durchbrechende, laterale Aussackungen der Kopfdarmhöhle streng homologe Organe (vergl. S. 26). Für die späteren Zustände tritt von der gemeinsamen Grundlage aus eine Divergenz der Einrichtungen ein, die ein Auseinanderhalten gebietet. So unterscheiden wir mehrerlei Zustände, deren einer bei den Acraniern besteht, indess die anderen den Cranioten (Cyclostomen und Gnathostomen) zugetheilt sind. Diese Unterscheidung hindert nicht, das Fundamentale bei allen als Gemeinsames zu erkennen.

Der niederste Zustand, dem wir bei Amphioxus begegnen, ist schon in Umrissen dargelegt (S. 22). Die bedeutend lange Kiemendarmhöhle, von einem *Peribranchialraum* umgeben, ist an ihren seitlichen Wandungen von einer großen Anzahl (bis 100) Spalten durchbrochen, welche schräg von vorn und oben nach

hinten und unten gerichtet sind. Die Spalten beginnen nur ventral dicht hinter dem Eingang und rücken, allmählich länger werdend, mit ihrem oberen Theil gegen die dorsale Wandung vor. Der vordere obere Theil der Kiemenhöhle entbehrt daher der Spalten.

Für die Beurtheilung der Spalten ist die Rücksichtnahme auf Skelettheile geboten, welche, aus *Cuticularbildungen* hervorgegangen, ein ziemlich complicirtes Stützwerk vorstellen. Dorsal bogenförmig in einander übergehende Stäbchen nehmen in mehr oberflächlicher Lagerung ihren Weg in den zwischen den Spalten befindlichen Kiemenbogen. Diese Stäbchen sind nach ihrem ventralen Verhalten doppelter Art, indem ein sich gabelndes Stäbchen jeweils mit einem einfach endigenden abwechselt.

Fig. 151.



Schematische Darstellung des Kiemenkorbes von Amphioxus im Querschnitt. *E* Epibranchialrinne. *H* Hypobranchialrinne. *a* Aorta. *aa* abführende Arterie. *bv* Zweig der abführenden Arterie. *rh* ventrale Verbindung. *vn* Fortsetzung. *cöd* dorsales Cölom. *cö* Cölomcanal des primären Kiemenbogens. *vp* Hauptgefäß desselben. *vz* Hauptgefäß des Zungenbalkens. *vl* oberes Längsgefäß im Querschnitt. *coe* Cölomraum. (Nach SPENGEL.)

Die Gabelstäbchen, streng genommen durch ein Paar mit einander verbundener Stäbchen gebildet, zeichnen die *primären Kiemenbogen* aus, während die von diesen begrenzte primäre Kiemenspalte durch einen zungenförmig von oben herabgetretenen Balken, in welchem das einfach endende Stäbchen sich findet, wieder der Länge nach getheilt wird. (In Fig. 154 sind die primären und secundären Kiemenspalten zu unterscheiden, obwohl die Gabelstäbchen nicht vollständig dargestellt sind.) Eine neue Theilung dieser langen Spalten erfolgt der Quere nach. Je einer primären Kiemenspalte zugetheilte quere Spangen, gleichfalls durch Skelettheile gefestigt, überbrücken die Spalten in ziemlich regelmäßigen Abständen und wandeln das Ganze zu einem fester gefügten Gitterwerk um. In den Balken des letzteren sind blutführende Räume vertheilt; die primären Kiemenbogen enthalten zudem noch Cölomreste. In dem ganzen Apparat kommt die Vertheilung des der Athmung unterworfenen Blutes in kleine und kleinste Bahnen zum Ausdruck, und zwischen diesen Bahnen hindurch, durch Spalten und Spältchen in ähnlicher Art vertheilt, ziehen die Wege des Wassers. Dieses gelangt so aus der Kiemenhöhle in den Peribranchialraum. In der ganzen Einrichtung erscheint ein Zustand, wie er unter den *Tunicaten* bei den Ascidien durchgeführt ist.

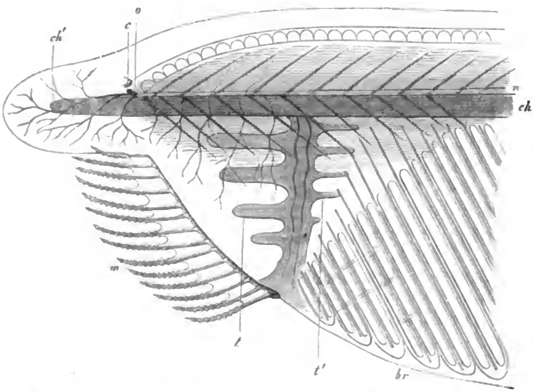
Mit der Differenzirung der Kiemen im Großen von vorn nach hinten erfolgt

zugleich eine von der ventralen Seite ausgehende Sonderung. Hier wachsen die Skeletstäbchen durch cuticularen Ansatz in die Länge, und hier zu Seiten der *Hypobranchialrinne* erfolgt die Bildung der Querspangen, welche von da aus nach Maßgabe der in die Länge wachsenden Kiemenbogen allmählich emportreten (Spengel).

Die *Querspangen* gehören auch dadurch den primitiven Kiemenbogen an, dass sie den Zungenbalken nur überbrücken, wenn sie auch hier und da mit ihm engere Verbindungen eingehen, wie namentlich das Skelet der Querspange mit dem Zungenbalken verschmilzt.

Fragt man, was bei dieser Einrichtung *als Einheit* zu betrachten ist, so kann man zu sehr verschiedenen Ergebnissen gelangen, indem man bald den ganzen jederseitigen Apparat, bald dessen einzelne Spangen jenem Begriffe unterstellen kann.

Fig. 155.



Vorderes Körperende von **Amphioxus lanceolatus** mit einem Theile der Kiemenregion. *ch* Chorda dorsalis. *ch'* vorderes Ende derselben. *m* Mundcirren. *t, t'* Velum. *br* Kiemen. *o* Augenrudiment. *c* Riechorgan. *n* Nervensystem. Am vordersten Theile sind einige Nerven in Vertheilung zu sehen. Stärker vergrößert.

Indem man hier somit sehr biegsamen Verhältnissen begegnet, ist von einem anderen Punkte aus sicherer zum Ziele zu gelangen. Folgen wir der Ontogenese, so sehen wir da die einfachen, weil noch ungetheilten Spalten als Anfänge der ganzen Einrichtung. Diese *primären Spalten* sind es also, von denen auch wir auszugehen haben, und zwar um so mehr, als wir solche auch überall bei den Cranioten in den niedersten Stadien derselben antreffen. Diese Spalten gestalten sich aber schon bei Amphioxus zu taschenartigen Räumen, insofern sie eine gewisse Tiefe besitzen. Dorsal tritt als Abgrenzung gegen den Peribranchialraum zu das sog. *Lig. denticulatum* hinzu, dessen Arcaden den primären Spalten entsprechen.

Die Anordnung der beiderseitigen Kiemengitter ist, wie vieles Andere in der Organisation von Amphioxus, aus der Symmetrie getreten, und in der Medianlinie oben wie unten findet ein *Alterniren* statt. Die Theile des Gitterwerks sowie die

Spalten beginnen vorn und unten (Fig. 155 *br*) nahe der Mundöffnung von geringer Länge, nur nach oben angewachsen. Gegen das Ende verkürzen sie sich von unten her. Das die Kiemenbogen und Spangen überkleidende Epithel, innen und an den Spalten vom Entoderm gebildet, besteht aus Geißeln tragenden Cylinderzellen. Außen gegen den Peribranchialraum wird es von Ectoderm gebildet und besitzt niedere Elemente.

Contractile Elemente sind als vereinzelte Fäserchen in den Kiemenbogen beschrieben worden. Da das Kiemengitter wenig beweglich ist, wird für die Wasserzufuhr durch die Bewegung des *Velum* (Fig. 155 *t, t'*) am Eingange gesorgt, sowie durch die Wimperaction. Da der dadurch erzeugte Wasserstrom zugleich die Nahrung einführt, gehen nutritorische und respiratorische Function hier noch Hand in Hand.

Histologisches s. bei Langerhans, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. Über die gesammte feinere Structur der Kiemen s. Spengel, Zoolog. Jahrb. Bd. IV.

b. Kiemen der Cyclostomen.

§ 309.

Eine bedeutende Verminderung der Zahl charakterisirt die schon mit den Cyclostomen beginnenden höheren Formen der Kiemen, die im Einzelnen eine gegen Amphioxus sehr ansehnliche Complication der Structur erlangen. Das Gemeinsame erscheint im ersten ontogenetischen Zustande in der entodermalen Aussackung der Kopfdarmhöhle (Fig. 156) und in dem Durchbruch dieser Kiementaschen nach außen, so dass äußere Kiemenspalten entstehen.

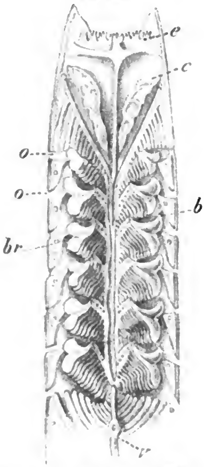
Die Minderzahl, in der die einzelnen Kiemen angelegt werden, darf nicht als etwas Primitives gelten, sie ist wohl die Folge einer stattgefundenen Reduction, welche zwar nicht mehr ontogenetisch erweisbar, allein doch in der Verschiedenheit der Kiemenzahl in den einzelnen Abtheilungen einen Anklang erkennen lässt. Hier wird durch die Ausbildung der einzelnen Kiemen sogar auf eine stattgehabte Rückbildung der Kiemenzahl hingewiesen. Die Kiementasche wird complicirt durch zahlreiche von ihrer Wandung entspringende Lamellen, Träger des respiratorischen Gefäßnetzes, und dadurch kommt in jeder Tasche eine höchst beträchtliche Oberflächenentfaltung zum Ausdruck. Dass dieser Complication einfachere Zustände vorausgegangen sein müssen, ist eben so unbestreitbar als deren geringerer respiratorischer Werth, für welchen nur eine Vermehrung der Kiemen einen Ausgleich hat, wie etwa Amphioxus es darstellt. Die in der Organbildung weit verbreitete Erscheinung, dass in einer reicher angelegten Zahl von homodynamen Organen unter Ausbildung einiger eine Rückbildung anderer Platz greift, kommt auch hier bei den Kiemen zu gesetzmäßiger Geltung.

Der Kiemenapparat ist bei allen Cyclostomen vom Kopfe weit abgerückt, am meisten bei den Myxinoiden. Theils sind es andere, vor dem Kiemenapparat entstandene Bildungen, theils ist es die bedeutende Volumsentfaltung der Kieme selbst, worin wir die Causalmomente dieser Lageveränderungen zu erkennen haben.

Für die Einrichtungen im Besonderen bietet sich bei den Petromyzonten, und zwar bei den Larven derselben, der primitivere Befund. Sieben Kiemen-

taschen bestehen bei *Ammocoetes*, und diese sind mit der Kiemendarmhöhle in so weiter Communication, dass die die Wand der Aussackungen dicht besetzenden Kiemenblättchen wie an den Rand der ersteren vorspringen. Dabei bleibt in der Medianlinie dorsal wie ventral nur eine schmale Strecke frei (vergl. Fig. 156). Aus den nach außen durch Verbreiterung der Kiemenblättchen etwas enger werdenden Taschen leitet eine kleine Öffnung nach außen.

Fig. 156.



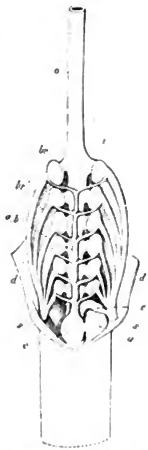
Vorderer Theil der ventralen Körperhälfte von Ammocoetes mit der Kiemenhöhle. *e* Tentakel. *c* Velum. *b* Eingang zur Hypobranchialrinne. *o* äußere Kiemenöffnungen. *br* Kiemen. *t* Eingang des Magens. (Nach A. Schneider.)

Während hier die Sonderung der Kiementaschen vom Kiemendarm trotz der Ausbildung der Kiemenblättchen noch nicht vollständig erfolgt ist, kommt sie bei *Petromyzon* zu Stande, verknüpft mit einer Umgestaltung des gesammten Vordertheils des Darmsystems. Einmal rückt der Beginn des Vorderdarmes, der bei Ammocoetes hinten an die Kiemendarmhöhle anschließt, nach oben hin und weiter nach vorn, so dass der Kiemendarm (gewöhnlich als »Bronchus« bezeichnet) hinten blind abschließt, und der Eingang in den Vorderdarm über den Eingang in den Kiemendarm zu liegen kommt (vergl. Fig. 156). Am letzteren selbst sind die Kiementaschen selbständiger geworden und münden mit inneren Öffnungen in ihn aus (Fig. 156). Man kann dann an jeder Kiementasche einen *inneren* und einen *äußeren Kiemengang* unterscheiden, wenn diese auch ganz kurze Strecken sind und die Kiementasche sich eigentlich von der inneren zur äußeren Mündung erstreckt. Die respiratorische Fläche des Kiemensackes wird durch Falten vergrößert, welche von der inneren Mündung aus sich schräg nach der oberen Wand erstrecken und durch solche, die von der unteren Wand der Tasche nach der äußeren Mündung verlaufen. Dazwischen sind andere bemerkbar, welche mehr in directer Weise von einer Mündung zur anderen verfolgbar sind. Die Falten theilen sich zuweilen auf ihrem Wege, sind auch an Umfang verschieden, so dass im Ganzen eine in Vergleichung mit Ammocoetes neue Disposition sich kund giebt. Das Wesen der Metamorphose ist also eine vollständige Trennung des nutritorischen Theils vom respiratorischen, der vom ersteren unabhängig geworden ist.

Die Myxinoiden zeigen etwas anders geartete Sonderungen an dem im Grundtypus mit den Petromyzonten übereinkommenden Apparate. Zunächst ist der Eingang des Kiemendarmes weit nach hinten ausgezogen und stellt ein längeres, zu dem Kiemen tragenden Theile führendes Rohr vor (Fig. 156 *o*). Dieses entspricht der weiten Entfernung der Kiemen von der Mundöffnung, was mit der

Entfaltung des Zungenschlauches in Zusammenhang steht. Der auf dieses *Mundrohr* (wenig passend Ösophagus benannt) folgende Abschnitt besitzt die Mündungen innerer Kiemengänge (7 bei Bdellostoma, 6 bei Myxine), die in ebensoviele Kiementaschen führen, von denen je ein äußerer Kiemengang ausleitet. Bei *Bdellostoma* bleiben die äußeren Öffnungen gesondert, bei *Myxine* sind die äußeren Kiemengänge in längere Röhren umgebildet, welche jederseits in eine gemeinsame äußere Mündung zusammentreten (Fig. 157 *s*). Mit der Ausmündung des letzten linken äußeren Kiemenganges vereinigt sich noch ein direct vom Kiemendarm abgehender Canal (*c*), der sogenannte Ductus oesophago-cutaneus, welcher bei Myxine in die linke gemeinsame Mündung führt. Man wird in dieser eine rudimentär gebliebene Kiementasche zu sehen haben, die nur ihre äußere Communication erreicht, allein keine Kiemenblättchen zur Entwicklung brachte.

Fig. 157.



Athmungsorgane von **Myxine glutinosa** von der Bauchseite. *o* Mundrohr. *i* innere Kiemengänge. *br* Kiemensäcke. *br'* äußere Kiemengänge, die sich zu einem gemeinschaftlichen bei *s* ausmündenden Kiemengange jederseits vereinigen. *c* Ductus oesophago-cutaneus. *a* Vorhof des Herzens. *v* Herzkammer. *a.b* Kiemenarterie, an jede Kieme einen Ast abgebend. *d* Seitenwand des Leibes nach außen und rückwärts umgeschlagen. (Nach Joh. Müller.)

Was den *Bau der Kiementaschen* betrifft, so sind dieselben bei den Myxinoiden äußerlich etwas abgeplattete Säcke, welche schräg zur Medianebene des Körpers gestellt sind. Die meist wellig gebogenen Kiemenblättchen springen weit ins Lumen vor, so dass sie den größten Theil desselben ausfüllen. Als besondere Eigenthümlichkeit ist für jeden Kiemensack hervorzuheben, dass derselbe sammt seinem äußeren und inneren Kiemengange von einem Hohlraume umgeben wird, dessen Auskleidung nach Art einer serösen Haut auch auf den Inhalt sich fortsetzt. Von je zwei benachbarten Kiemen legen sich die parietalen Theile an einander und lassen aus zwei Lamellen gebildete *interbranchiale Septa* entstehen. Über diesen die Kiementasche enthaltenden Säcken verbreiten sich von der Dorsalseite her kommende schleifenförmige Muskelzüge. Da diese Räume mit einem den Kiemenarterienstamm umgebenden medianen Raume communiciren und dieser wieder mit dem pericardialen Raume zusammenhängt, sind sie wohl aus dem *Kopfcölom* entstanden. Dagegen spricht nur das Verhalten der Septa, welchen bei jener Annahme keine interbranchiale Lage zukommen kann. Den Petromyzonten kommt eine ähnliche Umhüllung der Kiementaschen zu, es fehlen jedoch die Communicationen mit einem medianen Raume.

S. über diese Verhältnisse vorzüglich Joh. Müller, Myxinoiden. I. (op. cit.).

Die *verschiedene Gestaltung des Kiemenapparates* der *Cyclostomen* lässt auch deren Mechanismus bei der Aufnahme und Abgabe des Wassers in verschiedener Weise zu Stande kommen. Bei Ammocoetes wird bei der Exspiration »der Kiemenkorb durch die Quermuskeln verringert, bei der Inspiration durch die Elasticität der Kiemenknorpel erweitert. Das Mundsegel bewegt sich bei der Exspiration nach hinten, es verengert den Kiemenraum und dient zugleich als Ventil, um den Kiemenraum nach vorn zu abzuschließen«. »Der Austritt des Wassers aus den Kiemenlöchern bei der Exspiration geschieht stoßweise, der Eintritt in einem ununterbrochenen Strome«

SCHNEIDER. Bei Petromyzon, wo der Mund zum Festsaugen benutzt wird, geht In- und Exspiration durch die Kiemenlöcher vor sich, auch wenn das Thier nicht festgesogen ist.

Bei den Myxinoiden dient das Mundrohr sowohl als Wasserweg als auch als Nahrungsweg. Indem Nahrung es passirt, gelangen die inneren Kiemengänge durch die Wirkung sie umgebender Ringmuskeln zum Abschlusse, sowie auch der hinter den letzten Kiemen beginnende Vorderdarm durch einen Schließmuskel abgesperrt werden kann, sobald Wasser zugeleitet wird, welches seinen Weg durch das in das Mundrohr sich öffnende Nasenrohr nimmt.

Wir haben als Kiemen der Cyclostomen einen Apparat bezeichnet, welcher sich von dem, was wir bei Amphioxus fanden, weit entfernt hat. Die Ähnlichkeit beider Einrichtungen liegt nur darin, dass vom Darm her eine Durchbrechung der Leibeswand besteht, welche vom Wasser durchströmt wird. Aber aus der Vergleichung der frühesten Zustände beider Apparate erlischt die Verknüpfung, und die Divergenz ausgebildeter Zustände klärt sich auf. Bei den Cyclostomen bleibt es bei den ersten Spaltbildungen, sie beschränken sich auf eine Minderzahl und bleiben einheitliche Gebilde auch in ihrer in Kiementasche und Kiemengänge erfolgenden Differenzirung; bei Amphioxus erfolgt eine große Anzahl von Spaltbildungen, und die primären werden wieder in secundäre zerlegt. Die primären sind es aber allein, die jenen den Cyclostomen vergleichbar sich darstellen. Die Kiemen der Cyclostomen sind also mächtig entfaltete Sonderungen des jene einfachen primären Spalten bei Amphioxus umgebenden Gewebes und geben damit zugleich der weiten Entfernung der Cranioten vom Acranierzustand neuen Ausdruck. Im Ganzen bezeugt diese Vergleichung auch die weite Entfernung, und in der großartigen Verschiedenheit der Einrichtungen bei Petromyzonten und Myxinoiden zeigt sich deutlich die weite Entfernung der beiden unter den *Cyclostomen* vereinigten Thierformen.

c. Kiemen der Gnathostomen.

α. Selachier und Chimären.

§ 310.

Auch bei den *Gnathostomen* bleiben die aus taschenförmigen Anlagen entstehenden Kiemenbildungen einheitlich, gehen aber neue Combinationen ein, die weniger bei Selachiern, mehr bei Ganoiden und Teleostei sich ausprägen.

Bei den *Selachiern* erhält sich die mit der Anlage aufgetretene Taschenform fort, aber es bildet sich eine umfänglichere Communication mit der Kopfdarmhöhle aus, und ebenso erscheint die äußere Mündung als verschieden weite Spalte. Sehr bedeutend sind sie bei Selache. Solche sind an die Stelle der engen Öffnungen getreten, mit denen die äußeren Kiemengänge der Cyclostomen mündeten. Sie liegen bei den Haien seitlich vor den Brustflossen, bei den Rochen auf der ventralen Fläche des Körpers, gemäß der von den Brustflossen ausgegangenen Umbildung des Körpers. An den Wandungen der Taschen erheben sich radiär angeordnete Faltungen, welche die respiratorische Fläche vorstellen und bald mehr, bald minder gedrängt sind. Da die Taschen ein spaltartiges Lumen in mehr oder minder verticaler Richtung besitzen, kommt die größte Oberfläche derselben je der vorderen oder hinteren Wand zu. Diesen sind also die Kiemenlamellen vorwiegend zugetheilt. Zwischen je zwei Kiemen bilden die Wände ein Septum,

nach außen hin fortgesetzt und mit dem Integument als dünner Deckel für die jeweils folgende äußere Kiemenöffnung erscheinend.

Innen, gegen die Kopfdarmhöhle zu, liegt in jedem Septum ein knorpeliger *Kiemenbogen*, von welchem in das Septum die *Kiemenstrahlen* sich fortsetzen. So kommt den Kiemen ein innerer Stützapparat zu, welchen wir als den Ausgangspunkt von Umgestaltungen treffen werden.

Die Zahl dieser Kiementaschen ist in der ersten Anlage im Maximum acht bei den Notidaniden, sieben bei Heptanchus. Bei den übrigen Haien, wie bei den Rochen nur sechs. Die *erste Kiementasche* weitet sich nicht wie die anderen aus, sondern erhält sich mehr dorsal, indess die anderen auch ventral sich erstrecken. Aus dieser ersten Kiementasche geht ein Canal hervor, welcher mit dem sogenannten Spritzloch ausmündet. Die Mündung behält allgemein eine dorsale Lage hinter dem Auge. Die vordere Wand des meist mit Ausbuchtungen versehenen *Spritzlochcanals* trägt gleichfalls einen Besatz von Kiemenlamellen, welche jedoch die respiratorische Bedeutung eingebüßt haben. Sie stellen dann die *Pseudobranchie* vor (JOH. MÜLLER). So hätten wir denn in dem Spritzlochcanal eine rudimentär gewordene, in andere Verrichtungen getretene erste Kiementasche, von der auch in den höheren Abtheilungen noch die Rede sein wird. Das Spritzloch erhält sich nicht allgemein offen, nur der innere Raum bleibt als eine Ausbuchtung der Kopfdarmhöhle stets erhalten.

Der Umfang der bestehenden Kiementaschen nimmt nach hinten zu ab, ebenso deren äußere Öffnungen (Spiracula). Die Vergleichung der hinteren Kiemen mit den vorderen zeigt also an ersteren eine Reduction, wie sie auch an den bezüglichen Skelettheilen vorhanden ist (Bd. I, S. 419). Bringen wir damit die Thatsache in Verbindung, dass bei Notidaniden, abgesehen vom Spritzlochcanal, noch sechs bis sieben Kiementaschen bestehen, während bei den übrigen Selachiern deren nur fünf vorkommen, sowie dass diese fünf ebensovielen vorderen Kiemen der Notidaniden entsprechen, so muss bei der Mehrzahl der Selachier ein von hinten nach vorn fortschreitendes Verschwinden von Kiementaschen erfolgt sein, und diese Reduction giebt sich noch an den bestehenden Kiemen, in dem geringeren Volum der hinteren kund. Da aber der Ausbildungszustand aller Kiemen einen indifferenteren einfacher gebauten und desshalb auch weniger leistenden zum Vorläufer gehabt haben muss, in welchem Zustande die geringere Leistung der Einzelkieme in einer größeren Anzahl derselben Compensation fand, so gelangen wir wie bei den Cyclostomen auch bei den Selachiern zu der Annahme, dass in der hier gegebenen Kiemenzahl, selbst bei den Notidaniden, eine Reduction vorliegt, die an einer viel größeren Kiemenzahl durch *Ausbildung vorderer Kiemen* sich abgespielt hat.

Durch die Ausbildung dieses Kiemenapparates zu einem sehr beträchtlichen Umfang wird demselben eine Verlagerung nach hinten zu Theil, indess die erste Anlage noch ganz im Bereiche der durch das Nachhirn bestimmbaren Kopfregion auftritt. Dadurch wird die *secundäre* Natur jener Lage über jeden Zweifel gehoben. Dass auch von vorn her ein Angriff auf den Kiemenbestand erging, lehrt die Existenz des *Spritzloches*. Ob noch andere Kiemen hier zu Grunde

gingen, ist nicht nachweisbar, denn vor dem Spritzloch werden nirgends Kiemen angelegt.

Das was als Anlagen vorderer Kiemen gedeutet wurde, gewisse epitheliale Verdickungen (VAN BEMMELEN, Mittheil. der Zoolog. Station in Neapel 1885), ist nicht einmal sicher entodermaler Abstammung, da jene Verdickungen im Bereiche der vom Ectoderm ausgekleideten Mundbucht liegen. Dagegen hat eine von demselben Autor bei manchen Selachier-Embryonen gefundene Aussackung der ventralen Wand der Kopfdarmhöhle hinter dem letzten Kiemenpaare mehr Anspruch auf Deutung *einer rudimentär bleibenden Kiemenanlage*, denn die Localität entspricht einigermaßen jener, an der bei Notidaniden in der That noch eine Kiementasche besteht. Bei Heptanchus wird ein postbranchialer Körper hinter der siebenten Spalte vermisst. Dagegen ist er bei Chimaera hinter der später verschwindenden sechsten Spalte vorhanden.

Von diesen Anlagen aus entwickeln sich epitheliale Sprossen in das benachbarte Gewebe und lassen mannigfaltige, endlich sich abschnürende Schläuche und Follikel von drüsenartigem Charakter hervorgehen. Diese Bildungen liegen dann in der Dorsalwand des Pericard, »*Suprapericardialkörper*« VAN BEMMELEN's, und bleiben bei manchen während des ganzen Lebens bestehen, indess sie bei anderen später nur noch spurweise sich finden oder gänzlich vermisst werden. Auch die supponirten »vorderen Kiemenanlagen« lassen solche Gebilde (Mundwinkel-Follikel) entstehen. Welche Bewandnis es mit diesen Bildungen hat, ist noch nicht zu bestimmen.

Auch von der Wand des Spritzlochcanals entstehen folliculäre Bildungen. Sie geben Anlass dazu, in den Buchtungen des Canals die Äquivalente mehrerer Kiementaschen zu erblicken, indem man die eben solche Follikel erzeugenden Stellen als Rudimente von Kiementaschen gedeutet hat. Da die Genese des Spritzlochcanals aus *einer* Anlage klar vorliegt, ist es unbegründet, ihn von mehreren Kiementaschen abzuleiten, die erst später in den Buchtungen sich andeuten sollen.

Sowohl im Umfange als in den sonstigen Befunden giebt sich am **Spritzlochcanal** eine große Mannigfaltigkeit kund. Sehr weit ist er bei den meisten Rochen, auch manchen Haien. Eine durch Knorpeltheile gestützte Falte stellt eine im inneren Raum befindliche *Klappe* vor. Bei manchen Haien sind die Spritzlöcher sehr klein, bei anderen fehlen sie (Carcharias, Sphyrna, Lamna). Auch von solchen sind sie in Jugendzuständen beobachtet (JOH. MÜLLER).

Als einer Eigenthümlichkeit ist noch der sogenannten *äußeren Kiemen der Selachier* zu gedenken, die während der Fötalperiode bestehen. Es sind zarte, gefäßführende Fäden, welche in Büscheln aus den äußeren Kiemenöffnungen hervorwachsen, auch am Spritzloche zu finden sind. Sie gehen von den Kiemenfalten aus, als Fortsätze der inneren Kiemen, haben also durchaus nichts mit dem Integumente zu thun, so dass sie jenen Namen nicht verdienen. Sie sind als *Anpassung* an fötale Lebensbedingungen anzusehen und *nicht* als primitive Einrichtungen. Durch das Hervorsprossen aus der engen Kiementasche und ihre Ausbreitung außerhalb des Körpers können sie wohl schon einer respiratorischen Function dienen, besonders da, wo nur die Eischale sie vom umgebenden Medium trennt.

S. F. S. LEUCKART, Untersuch. über die äuß. Kiemen der Embryonen von Rochen und Haien. Stuttgart 1836. JOH. MÜLLER, Über den glatten Hai des Aristoteles. Berlin 1841. Über den Bau der Kiemen bei Selachiern: A. ALESSANDRINI. Novi comment. acad. scienc. Bonon. T. IV.

Sehr nahe an die Selachier schließen sich bezüglich des Kiemenapparates die **Chimären** an. Die Zahl der hier noch mehr spaltartig erweiterten Taschen beläuft sich auf vier, die erste, wie bei den Selachiern, zwischen Zungenbeinbogen

und erstem Kiemenbogen befindlich. Die Septa der Taschen erstrecken sich aber nicht so weit nach außen wie bei den Selachiern, erreichen das äußere Integument nicht, so dass der äußere Zugang zu den Kiemen durch *eine einzige große Spalte* dargestellt wird, über welche von vorn her eine Integumentfalte einen beweglichen Deckel bildet. In diesen Kiemendeckel setzen sich Knorpelstrahlen fort, welche vom Zungenbeinbogen ausgehen. Damit sind Einrichtungen vorbereitet, die in den folgenden Abtheilungen der Fische eine bedeutende Ausbildung erreichen.

β. Ganoiden und Teleostei.

§ 311.

Die geringere Volumsentfaltung des Kiemenapparates der *Ganoiden* und *Teleostei* ist mit Änderungen der speciellen Einrichtungen verknüpft, die an den ganz ähnlich wie bei den Selachiern (Fig. 158 *A*) sich anlegenden Kiementaschen vor sich gehen. Erstlich werden die Scheidewände der Kiementaschen zu dünneren Lamellen, die zugleich eine geringere Breite besitzen. Dadurch wird die Wandfläche der Kiementasche beschränkt und bietet den Kiemenlamellen minderen Raum zur Befestigung. Die einzelnen Kiemenblätter erlangen dadurch eine schmalere Basis und entfalten sich mit ihrem freien Theile mehr oder minder in die Länge gestreckt. Die Kiementaschen sind, ähnlich wie bei den Chimären, durch die Reduction der Septa zu weiten Öffnungen geworden. Schon bei den Knorpelganoiden betheiligen sich die Septa nicht mehr an der Trennung dieser Spalten; indem sie aber von den Kiemenbogen ausgehen und noch wie bei Selachiern die Kiemenblättchen tragen, erscheinen sie als Anhänge der Bogen, welch' letzteren die Kiemenblättchen gleichfalls genähert sind. Bei den Knochenganoiden wie bei den Teleostei sind die Septa entweder nur zu Rudimenten geworden oder bis auf das Verbindungsstück zwischen zwei Kiemenblättchen verschwunden, so dass die Kiemenblätter direct am Kiemenbogenskelet Befestigung gewinnen (Fig. 158 *B*). So tritt allmählich eine *Umordnung* ein. Die in einer *Kiementasche* von deren vorderen und hinteren Wand angeordneten Kiemenlamellen werden verschiedenen *Kiemenbogen* zugetheilt. Die an der vorderen Wand befindlichen werden zu einer hinteren Kiemenblattreihe an einem vorderen Bogen, die der Hinterwand angehörigen bilden an einem hinteren Bogen eine vordere Reihe (s. auch Fig. 159).

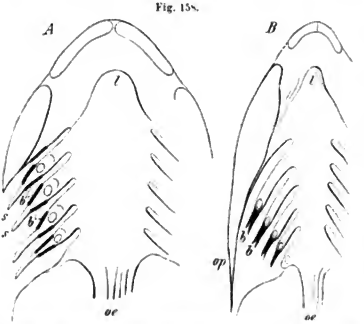
Die Beziehung der auf den Kiemenbogen sitzenden Kiemenblattreihen der Knochenfische zu den in den Taschen geborgenen Kiemen der Selachier lassen sich in folgendem Schema ausdrücken, wobei *b* die indifferenten Zustände der Kiemenblattreihen, *B* ihre in den einzelnen Abtheilungen differenzirte Anordnung ausdrücken soll. *β'* ist eine in eine Nebenkieme umgewandelte Kiemenblättchenreihe. Eine Veränderung besteht noch an b^2.

Selachier	β'	B^1		B^2		B^3		B^4		B^5
Ganoiden (Stör, Lepidosteus)	β'	b	b	b	b	b	b	b	b	b
Teleostei	—	β^2	B^1		B^2		B^3		B^4	

Die in dieser Darstellung zwischen Selachiern und Teleostei befindlichen Ganoiden sind für den indifferenten Zustand nur benutzt, während die *darunter* befindlichen Klammern bereits die Übereinstimmung mit Teleostei in der Hauptsache ausdrücken (vergl. Fig. 158 *A*, *B*).

Der zweizeilige Kiemenblättchenbesatz eines Kiemenbogens stammt also — in Vergleichung mit Selachiern — aus zwei verschiedenen Kiementaschen, jenen, zwischen denen der betreffende Bogen seine Lage hatte. Was man bei Ganoiden und Teleostei »Kieme« nennt, ist also eine Combination zweier, ursprünglich verschiedenen Kiementaschen zugehöriger Blättchenreihen.

Fig. 158.



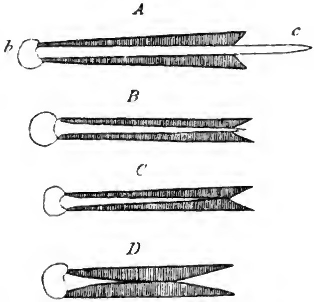
Horizontalschnitt durch die Kiemenhöhle *A* von Scyllium, *B* von Barbus. Der Boden dieser Höhle ist sichtbar. *l* Zunge. *oe* Speiseröhre. *s* Septa der Kiementaschen. *b* Kiemen. *op* Kiemendeckel.

Durch diese vorzüglich im Wegfall der Septa sich äußernde Veränderung kommt eine bedeutende Raumersparnis zum Ausdruck. Der compendiösere Apparat bedarf nicht mehr so sehr des Weiterrückens in die Rumpfregion, sondern verbleibt an jener, der er von der ersten Anlage her zugetheilt war, am Kopfe. Darin haben wir also ein primitiveres Verhalten als bei den Selachiern zu erkennen.

Der Verlust der Septa (Fig. 159 *B*, *C*, *D*), welche mit ihrem äußeren integumentären Theile je einen Deckel für die nächst hintere Tasche bildeten, wird aufgewogen durch eine die Rolle eines Schutzorgans für die Gesammtheit der jederseitigen Kiemen übernehmenden Einrichtung (Fig. 158 *B*, *op*), welche vom Zungenbeinbogen ausgeht. Der der ersten realen Kiemenspalte der Selachier angehörige Hautdeckel ist es, der durch bedeutendere Ausbildung die Function der übrigen vollständig übernimmt und nach Maßgabe der Verkümmerung der letzteren schließlich einen sehr zusammengesetzten Deckelapparat für die Kiemen hervorgehen lässt. Damit tritt eine vollkommenere Organisation zu Tage, welche die Function der Kiemen sichert und für jene beiden Abtheilungen der Fische höchst charakteristisch wird. Wir unterscheiden also an dem Gesammtapparat außer den Kiemen noch jenen Deckel als ein den letzteren zugehöriges Schutzgebilde.

Die den Kiemenbogen verbundenen Kiemen sind nach den Bogen in der Regel zu vier Paaren unterscheidbar. Diese vier Kiemen tragenden Bogen nehmen, wie schon aus dem Skelet hervorging, von vorn nach hinten an Umfang ab, und der fünfte Bogen trägt keine Kieme mehr. An der Convexität der Bogen sitzen die Kiemenblättchen, und in einer darunter befindlichen Rinne an dem Bogen finden Blutgefäße und Nerven ihren Weg. Auch quergestreifte Muskulatur setzt sich von oben her auf die Bogen fort. Wie die Bogen nehmen auch die dazwischen befindlichen Spalten nach hinten zu an Ausdehnung ab. Häufig ist die letzte zwischen dem 4. und 5. Bogen sehr unansehnlich, oder sie ist vollständig zum Verschlusse gelangt.

Fig. 159.



Verhalten der Kiemenblättchen zum Septum *c* und zu den Kiemenbogen *b*. (Schema.)

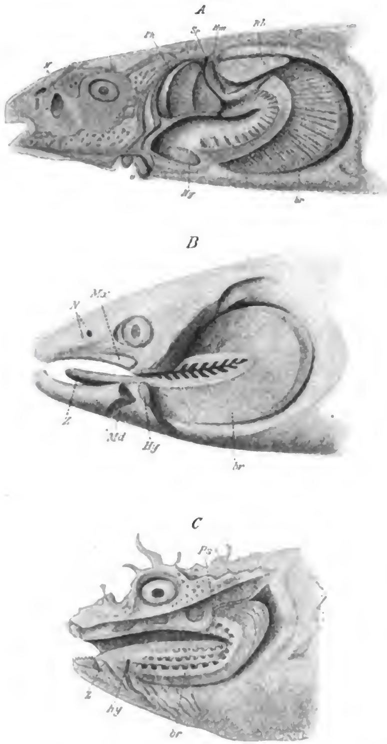
Die in der vorderen Wand der ersten ausgebildeten Kiementasche der Selachier befindliche Kiemenblättchenreihe hat daselbst bereits Beziehungen zum Hyoidbogen gewonnen. Mit der Auflösung der Kiementaschen und der bei den Ganoiden beginnenden neuen Combination ist jene Kiemenblättchenreihe dem Kiemendeckel zugetheilt. Eine solche *Kiemendeckelkieme* (Opercularkieme) besitzen Acipenser und Lepidosteus. Dagegen ist sie bei Teleostei verloren gegangen, und das bei vielen scheinbar an derselben Stelle vorkommende Kiemengebilde ist nicht die Opercularkieme, sondern die Pseudobranchie, von welcher im folgenden Paragraph gehandelt wird.

Wie in der Reduction der Opercularkieme eine neue Ausschaltung von Kiementheilen im Gebiete der vorderen Kiemen sich geltend macht, so kommt eine solche auch an den hinteren Kiemen zum Vorschein. Schon unter den Ganoiden trägt bei Polypterus der vierte Bogen nur eine Blättchenreihe, bei Verschluss der folgenden Spalte. Bei vielen Teleostei kehrt nicht nur dasselbe Verhältnis wieder (wie bei Cataphracten und Cyclopoden), sondern es führt die Rückbildung der Kiemen sogar noch viel weiter, indem der ganze vierte Bogen der Kiemen entbehrt, oder auch der dritte nur eine einzeilige Kieme trägt. Endlich kann sogar, freilich unter compensatorischer Ausbildung anderer Respirations-Einrichtungen, nur am zweiten Bogen die Kieme fortbestehen (Amphipnous cuchia). Wir blicken somit von den Selachiern aus durch Ganoiden und Teleostei auf eine lange Reihe von Reductionen, welche uns ebenso, wie sie uns näher ans Ende führt, auch die Anfänge der Reihe bei den Selachiern besser würdigen lässt; denn wenn bereits

dort die Reduction erschien, so ist es keine fremdartige Vorstellung, sie auch in früheren nicht mehr existirenden Zuständen waltend anzunehmen.

In der Anordnung des *gesammten Kiemenapparates* macht sich bei *Ganoiden* und *Teleostei* eine große Zusammenschiebung, eine *Concentration* geltend, welche schon in der Entstehung des *Kiemendeckels* sich ausdrückt. Unter diesen befinden sich dicht in der Kiemenhöhle zusammengeschlossen die einzelnen Kiemen. Die *Kiemenhöhle* ist eine einheitliche Bildung (Fig. 158), entstanden aus den Taschen der Selachier. In sie mündet auch der Spritzlochcanal, wo er besteht (Fig. 160 *A*, *Sp*) Die Schädelbasis bildet ihre Decke. so dass sämmtliche Kiemen wieder dem Kopfe angehören, nachdem sie bei den Selachiern aus dessen Bereiche sich entfernt hatten. Die compendiöse Einrichtung in der Kiemenhöhle bietet die Kiemen an einander gerückt, und da sie von der vordersten an sich im Umfange mindern, ist von den folgenden bei offen liegender Kiemenhöhle nur wenig sichtbar. Am meisten noch in Fig. 160 *C*.

Fig. 160.

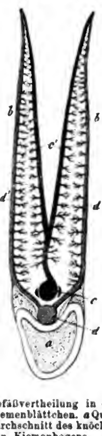


Die Kiemenhöhle nach Entfernung des Kiemendeckels und seiner vorderen Nachbarschaft von der linken Seite dargestellt. *A* von Acipenser Sturio, an welchem auch das Rostrum entfer..t ward, *B* von Salmo salar, *C* von Scorpaena. *br* Kiemen. *Mx* Maxillare. *Md* Mandibulare. *Z* Zunge. *o* Mundöffnung. *Hy*, *hy* Hyoid. *N* Nasenöffnungen. *Sp*, *Ps* Spritzloch, in den Canal führend. *Ph*, *Rh* Muskeln des Hyoid. *Hm* Hyomandibulare.

Die zur Kiemenhöhle gewordene Kopfdarmhöhle wird auch ventral von den Kiemen und dem zugehörigen Skelet eingenommen, in strenger Anpassung an den bestehenden Raum, wie schon früher dargelegt wurde. Zum großen Theile ist dieser Raum durch die Muskulatur der Kiemen sowie ihres Deckels veränderlich und gestattet dem vom Mund her zugehenden Wasser die Vertheilung nach den Kiemen, zwischen denen auch der Austritt nach der Spalte des Kiemendeckels erfolgt, während die mit dem Wasser aufgenommene Nahrung zum Ösophagus befördert wird. Für die Abhaltung solcher vom Eintritt zwischen die Kiemen dient der Besatz der Kiemenbogen mit Hartgebilden, welche in verschiedener Weise fungiren, so dass nur das Wasser zu den Kiemen gelangt.

Dem vierten Bogen fehlt die zweite Blättchenreihe bei den Cataphracten: **Cottus, Agona, Scorpaena, Sebastes** u. A. m., ferner unter den Cyclopoden: **Lapadogaster, Gobius, Cyclopterus, Liparis**, dann bei **Zeus** unter den Scomberoiden, **Chironectes** unter den Pediculaten, und bei den cycloiden Labroiden. Andere Cyclopoden (**Cotylis**) und die Pediculaten (**Lophius, Batrachus**), dann von gymnodonten Plectognathen **Diodon** und **Tetrodon**, endlich von Symbranchiern **Monopterus** haben den ganzen Kiemenbesatz des vierten Bogens verloren. **Malthaea** entbehrt der zweiten Reihe des dritten Bogens (Joh. Müller).

Fig. 161.



Gefäßvertheilung in den Kiemenblättchen. *a* Querdurchschnitt des knöchernen Kiemenbogens. *b, b* zwei Kiemenblättchen. *c* Kiemenarterie. *c'* Ästchen der Kiemenarterie in den Blättchen. *d* Kiemenvene. *d', d'* Ästchen der Kiemenvene in den Kiemenblättchen. (Nach Cuvier.)

Die Kiemenbogen sind in der Regel nur an ihren beiden mittleren Gliedern mit Kiemen besetzt. An der oberen oder unteren Grenze einer Kiemenspalte gehen die Blättchen des einen Kiemenbogens unter Reduction ihres Umfanges zuweilen in die des nächsten Kiemenbogens über, wodurch an das primitive Verhalten erinnert wird (**Ostracion**). Die Blättchen nehmen in der Regel gegen die Mitte der Reihen an Umfang, besonders an Länge zu, bieten aber in Gestalt und Größe sehr verschiedenartige Befunde.

Die Vervollkommnung des Apparates zeigt sich auch im Baue der Blättchen. Während bei den Selachiern jede Kiementasche als Gesammtheit ihre Stütze von den in die Septa sich erstreckenden Kiemenstrahlen empfing, sind die Kiemenstrahlen bei Ganoiden und Knochenfischen den einzelnen Blättchen zugetheilt und dem entsprechend bedeutend vermehrt.

Die Blättchen eines Bogens sind nach dem Verluste des sie zu Paaren verbindenden Septalrestes häufig nicht mehr in dieser Anordnung und zeigen sich dann in alternirender Stellung am Kiemenbogen. In jedem verläuft ein knorpeliger Kiemenstrahl längs der inneren Seite und bildet eine Stütze. An den Strahl tretende Muskelchen mit zum Theil ontogenetisch wirksamen elastischen Bändern erzeugen Bewegungen der einzelnen Kiemenblättchen und geben Ausdruck von der außerordentlichen Specialisirung des Apparates. Wie schon jedes Blättchen eine Flächenvergrößerung ausdrückt, so steigert sich diese von Neuem durch quere Falten, die von der Basis bis zur Spitze einander parallel sich folgen und je nach der Länge der Blättchen mehr oder minder zahlreich sind. Jedem Kiemenblättchen sind sowohl nutritorische als auch respiratorische Blutgefäße zugetheilt. Von den letzteren nimmt die Kiemenarterie

ihren Weg längs des inneren, die Kiemenvene längs des äußeren Randes des Blättchens. Von beiden treten Zweige in die Falten ab und gehen da in ein dichtes Capillarnetz über. Wirksam für den Mechanismus der Circulation in den Kiemenblättchen sind gewisse, aus der Lage der Kiemenstrahlen zu den Gefäßstämmchen, sowie aus den Bewegungen der Strahlen und damit der Blättchen resultirende Momente. Den Überzug der Falten bildet einschichtiges Epithel.

Die eigenthümliche Gestaltung der Kiemenblättchen der *Lophobranchier* beruht in einer bedeutenden Verdickung jenes Blättchens, welches dadurch kolbig erscheint. Die Blättchen sind nur in geringer Anzahl vorhanden, dicht gedrängt den Raum der Kiemenhöhle erfüllend.

Über den Bau der Kiemenblättchen s. TIEDEMANN, MECKEL's Archiv 1816. ROSENTHAL, Verhandl. der Ges. naturf. Freunde Berlin. 1829. HYRTL, Med. Jahrbücher d. österreich. Staates, Bd. XXIV. 1834. LEREBOULLET, Anat. comp. de l'appareil respiratoire. Strasbourg 1838. DUVERNOY, Mecanisme de la respiration dans les poissons Ann. fr. nat. 1839. J. A. RIESS, Archiv für Naturgesch. 1881.

§ 312.

Das bereits bei den Selachiern aus der Reihe der Kiemen getretene Spritzloch bleibt bei den meisten Ganoiden erhalten (Polyodon, Acipenser, Polypterus) und bewahrt bei den Stören sogar seine modificirte Kieme als sogenannte Spritzlochkieme oder Pseudobranchie in der primitiven Lage, während es bei den anderen, sowie bei allen Teleostei sich rückbildet, so dass der Canal nur bei Embryonen der letzteren in der Anlage beobachtet wird (C. K. HOFFMANN). Es fehlt bei Scaphyrhynchus, während bei Polypterus die betreffende Kieme mangelt.

Dagegen ist bei den Teleostei mit dem *Spritzlochcanal* die vorher in diesem eingebettete Kieme noch nicht verschwunden, sie erhält sich nicht nur bei vielen Teleostei fort, sondern erscheint auch noch ziemlich ausgebildet im feineren Bau einer Kieme der Innenseite des Hyomandibulare angelagert, so dass sie mit einer Kiemendeckelkieme verwechselt werden kann. Die Vermittelung zu diesem Zustande bietet Lepidosteus, insofern hier die Opercularkieme sammt der Pseudobranchie besteht, die letztere höher, die erstere tiefer gelagert. Die oberflächliche Lage und die Kiemenstructur geht bei manchen Teleostei verloren, das Organ wird, mehr an die Schädelbasis gerückt, von der Nachbarschaft umschlossen und stellt dann gewöhnlich einen gelappten, durch seinen Blutreichthum roth erscheinenden Körper vor, dem eine »drüsige« Beschaffenheit zugetheilt wurde. In diesem Zustande begegnet uns die Pseudobranchie z. B. bei den Gadiden, bei Scomberesoces und bei Esox.

Das Verschwinden der bei Acipenser noch respiratorischen und in voller Ausbildung bestehenden Opercularkieme, welche übrigens schon bei Scaphirhynchus auf eine Minderzahl von Blättchen reducirt ist, wie sie ja auch bei Lepidosteus nicht mehr in großem Umfange besteht, lässt die Erhaltung der aus einer vorangehenden Kiementasche entstandenen Spritzlochkieme als eine auffallende Thatsache erscheinen. Diese wird verständlicher aus dem Verhalten beider Kiemen zum Blutgefäßsystem. Die Opercularkieme ist, so weit sie vorkommt, eine wahre Kieme, deren Funktion von den anderen Kiemen über-

nommen werden kann, wenn sie aus uns unbekannten Ursachen, die vielleicht von dem Opercularapparat selbst ausgehen, zum Cessiren gelangt. Die Spritzlochkieme dagegen büßt schon bei den Selachiern die respiratorische Bedeutung ein, indem sie arterielles Blut sowohl empfängt als auch abgiebt, so dass ihr Gefäßapparat in die arterielle Bahn eingeschaltet nur für das Auge Bedeutung hat; wahrscheinlich hat sie in dieser Beziehung ihre formale Existenz bewahrt.

Spritzlochkieme und Opercularkieme werden auch als *Nebenkiemen* bezeichnet; beide auch wieder als Pseudobranchien, welche Benennung wir nach JOH. MÜLLER's Vorgang der *Spritzlochkieme* wahren wollen. Das Herabrücken der letzteren auf das Hyomandibulare, wodurch es kam, dass sie mit der Opercularkieme verwechselt werden konnte, steht sicher mit dem *Verschwinden des Spritzlochcanals* in Zusammenhang, und diese Rückbildung knüpft an den Verlust der respiratorischen Bedeutung jener Kiemen. Mit diesem Ereignis hat der Wasserdurchlass durch den Canal für die Kiemen den Werth verloren, und wo dennoch der Canal fortbesteht, wie z. B. bei den Selachiern, wird seine Bedeutung in einer anderen Function gesucht werden müssen, wie denn ja eine solche für die dem Canal als Ausgangspunkt dienende erste Kiemenspalte schon von den Amphibien an deutlich hervortritt. (S. beim Gehörorgan.) Die Verlagerung der Pseudobranchie zeigt sich bei Lepidosteus in deutlichster Art. Hier ist der Spritzlochcanal rückgebildet, die Pseudobranchie ist herabgetreten und schließt sich dicht an die Opercularkieme an, immer aber durch eine deutliche Grenze und in der Richtung der Kiemenblättchen davon geschieden, vor Allem aber durch das Verhalten zum Gefäßapparat. Diese Lage behält die Pseudobranchie auch bei vielen Teleostei und dürfte auch bei anderen, wo sie, in ein drüsenartiges Organ verwandelt, unter der Schleimhaut liegt, sich so verhalten. Bei Esox ist das erwiesen (MAURER).

Die verborgene Lage geht hier aus einer oberflächlichen hervor. Eigenthümlich ist, dass zu der ursprünglich nur einfachen Blättchenreihe mit der Einbuchtung des Organs in die Schleimhaut vom vorderen inneren Ende eine zweite Lage von Blättchen hervorzuwachsen beginnt. Manche Teleostei besitzen vermittelnde Übergangszustände des Organs zu jener verborgenen Lage, indem die Pseudobranchie nur noch theilweise freiliegt.

Der bei den Teleostei nicht mehr wahrgenommene Spritzlochcanal zeigt die Anlage einer den übrigen Kiementaschen ähnlichen entodermalen Aussackung, welche zwischen den Anlagen des N. trigeminus und N. facialis sich entwickelt, s. C. K. HOFFMANN. Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1882. Dass die Spritzlochkieme der Teleostei in die Chorioidealdrüse des Auges übergehe, wie derselbe Autor angiebt (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII S. 79), ist nicht mit Sicherheit erwiesen. Auch kann es sich nicht um die »Kieme« selbst handeln, sondern nur um das Homologon einer Kiementaschenanlage.

Über die Opercularkieme s. JOH. MÜLLER, Myxinoiden. III. S. 41, ferner: Bau und Grenzen der Ganoiden. Die Verbreitung der Opercularkieme unter den Knochenfischen giebt auch J. F. MECKEL in seiner Vergl. Anat. Bd. V. S. 181. Bezüglich der Umwandlung und der Vergleichung s. MAURER, Morph. Jahrb. Bd. IX.

§ 313.

Zu der Entstehung des Kiemendeckels finden wir die Anfänge bereits bei den Selachiern in der hier bestehenden Sonderung des Hyoidbogens nicht nur von den übrigen Kiemenbogen, sondern auch in seinen oberen und unteren Abschnitt, sowie in der Ausbildung der jenen Bogen zukommenden Radien, die den

Kiemenstrahlen der Kiemenbogen homolog sind. Der Vollzug der Differenzirung dieser Gebilde findet sich bei *Ganoiden*, mit den Stören beginnend, bei den Knochenganoiden beendet, und daran schließen sich die Teleostei. Das Product dieses Vorganges sind zwei durch Skelettheile gestützte Gebilde. Ein oberes, mit dem Hyomandibulare beweglich verbundenes bildet den eigentlichen Kiemendeckel, dessen Stützen beim Skelet behandelt sind. Das untere, oft ganz ventral entfaltete Gebilde schließt sich als Membrana branchiostega, *Kiemendeckhaut*, an den Kiemendeckel an und empfängt von den am eigentlichen Hyoid befestigten Radii branchiostegi seine Stützen.

Durch Kiemendeckel und die Deckmembran wird der die Kiemen bergende Raum — die Kiemenhöhle — von vorn her abgeschlossen, so dass nur an der hinteren Grenze des Deckapparates ein Ausgang bleibt, durch welchen das durch den Mund aufgenommene, durch die Kiemenspalten in die Kiemenhöhle tretende Wasser nach außen gelangt. Bewegungen des Deckels wie auch der Kiemenmembran fördern diese Action. Wie der gesammte Deckelapparat vielerlei Modificationen aufweist, so ist auch jene von ihm begrenzte Spalte vielfach verschieden. Sehr weit nach der Ventralseite erstreckt sie sich bei Clupeiden, Scomberoiden u. a., indess sie bei anderen bedeutend verkleinert (Mormyren, Muraenoiden, Plectognathen) oder doch merklich auf eine kleine Öffnung reducirt ist. Eine bedeutende ventrale Ausdehnung der Spalte kann zu einer medianen Verbindung derselben führen (Symbranchus).

Die *Kiemenhöhle* der Ganoiden und Teleostei ist nach dem Geschilderten wie jene der Chimären eine secundäre Einrichtung, dem compendiöseren Kiemenapparat angepasst. Sie zeigt sich in mannigfachen Wechselbeziehungen zu der Gestaltung des Kiemenapparates, des Kiemendeckels und des Craniums, und von ihr nehmen mancherlei Bildungen ihren Ausgang, die im Allgemeinen eine Complication der bei der Respiration fungirenden Einrichtungen sind.

Der hohe functionelle Werth des Kiemenapparates in Concurrenz mit der großen Mannigfaltigkeit der äußeren Lebensbedingungen der Teleostei giebt Anlass zu sehr verschiedenen neuen Einrichtungen, welche als »accessorische Kiemenorgane« in einzelnen Abtheilungen sich ansprägen, ohne dabei jedoch immer Beziehungen zur Respiration zu behalten. Sie sind uns desshalb von großer Wichtigkeit, weil sie lehren, wie eine typisch gewordene Organisation sich nicht bloß in einfacher Aus- oder Rückbildung bewegt, sondern in mannigfacher Divergenz sich neue Bahnen zu brechen im Stande ist. Es ist die hintere Kiemenregion, die auch hier die Stelle zu Veränderungen abgiebt. Die zu betrachtenden Einrichtungen sind theils solche, die aus den Kiemen inclusive deren Bogen hervorgingen, theils solche, an denen vorwiegend die Wandung der Kiemenhöhle betheiligt ist. Wir heben davon die wichtigsten hervor.

1. In ziemlicher Verbreitung bei *Clupeiden* und verwandten Formen finden sich Ausbuchtungen der Kopfdarmhöhle über der letzten Kiemenspalte, wobei noch die benachbarten Theile der Kiemenbogen Umgestaltungen erfahren. Bald nur von geringer Ausdehnung (Clupea, Alosa, Alepocephalus) aber schon zu einer Windung gelangt, bald eine volle Spiraltour vollziehend (Meletta, Fig. 162, Lutodeira), erhebt

sich die Einrichtung weiterhin zu mehrfachen (6), ein bedeutenderes Volum einnehmenden Windungen, die von einer knorpeligen Röhre gestützt sind (Heterotis), der sogenannten »*Kiemenschnecke*«. In alle diese Organe setzt sich von der vierten Kiemenspalte her die Schleimhaut fort, eine Strecke weit auch mit den Hartgebilden, wie sie als Zähnchen oder Knochenstäbchen die Rachenseite der Kiemenbogen besetzen. Dass Kiemenblättchen fehlen müssen, leuchtet aus der Art dieser Organe ein, deren Wandungen von der Innenseite der Kiemenbogen gebildet sind. Dagegen ist eine respiratorische Function wenigstens bei den ausgebildeteren Formen aus dem Gefäßapparate ersichtlich.

Fig. 162.



Kiemen mit dem Kiemenorgan von Meletta thryssa. *a* Eingang zu den Kiemen. *b* Kiemenorgan, geöffnet. *c* Windung. *d* Kieme. (Nach Hyrtl.)

2. Unter den *Siluroiden* besitzen einige Genera ramificirte Fortsatzgebilde der oberen Segmente des zweiten und des vierten Kiemenbogens. Diese besonders am vierten Bogen ausgebildeten Organe betten sich in eine Verlängerung der Kiemenhöhle und führen in ihrer Schleimhautbekleidung respiratorische Blutgefäße (Heterobranchus, Clarias).

3. Nur durch die Wand der Kiemenhöhle gebildet finden sich bei einem anderen Siluroiden (Saccobranchus lingio) jederseits ein hinten und oben hinter dem Kopf sich verlängernder, von Muskulatur umgebener Sack, welcher sich eine Strecke oberhalb der Rippen fortsetzt. Er fungirt ebenfalls respiratorisch, wenn es auch zweifelhaft ist, ob er der Aufnahme von Wasser oder von Luft dient.

4. Auch in der Familie der Characinen ist der hintere Abschnitt der Kiemenhöhle eigenthümliche Umgestaltungen bei *Citharinus* eingegangen. Hinter dem letzten Kiemenbogen öffnet sich ein in der hinteren Region der Kiemenhöhle nach oben wie nach unten fortgesetzter und blind endigender Canal, aus welchem eine Anzahl enger Poren in ramificirte Läppchen führt. Deren Structur verweist durch feine Knorpelstützen auf die Entstehung aus Kiemenblättchen. Die Blutgefäßvertheilung ist unbekannt, aber die Lage des Organs entspricht einer fünften Kieme, von welcher sonst bei Teleostei nur im Skelet Andeutungen bestehen.

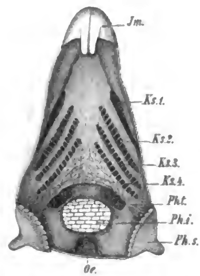
5. Durch ihre Mündung von der vorigen Bildung verschieden sind bei Amphipnous cuchia bestehende Säcke, welche über der ersten Kiemenspalte beginnen und sich theils unter dem Operculum, theils über dem oberen Ende der Kiemenbogen bis zum Schultergürtel erstrecken. Dass sie der Athmung dienen, geht aus ihrem Gefäßapparate hervor und aus der bedeutenden Reduction der Kiemen, aber ungewiss ist es, ob es sich bei ihnen um Wasser oder Luft aufnehmende Organe handelt.

6. Verschieden von den bisher vorgeführten Bildungen sind die bei den *Labyrinthobranchiern* bestehenden Organisationen. Das obere Segment des ersten Kiemenbogens bildet eine dünne Platte, auf der sich das Hauptblatt des Labyrinths erhebt, welches in verschiedener Art gekräuselt sich darstellt und von einer zweiten, von der erwähnten Platte ausgehenden Lamelle in seinen Biegungen umzogen wird. Dadurch entstehen zahlreiche kleinere, unter einander zusammenhängende Räume, welche mit der Rachenhöhle communiciren, aber außer Stande sind Wasser zurückzuhalten (Hyrtl), wie man früher angenommen hatte. Einfachere Befunde weist Polyacanthus auf, die complicirteren Anabas und Osphromenus. Respiratorische Beziehungen sind aus dem Gefäßapparate nicht zu ersehen, und die functionelle Bedeutung der Einrichtung ist noch keineswegs aufgeklärt.

7. Eine Einrichtung anderer Art ist bei den Scariden zum Ausdrucke gelangt. Vor dem unteren Schlundknochen und hinter dem vierten Kiemenbogen besteht eine Einsenkung der Schleimhaut, welche jederseits in eine tiefe Tasche führt. Diese ist außen von quergestreifter Muskulatur umwandet und entspricht genau der Stelle einer

fünften letzten Kiemenspalte der Teleostei. Diese Spalte ist auch hier obliterirt, hat aber dann durch Aussackung eine Umbildung erfahren, indem sie der Aufnahme von Nahrungsstoffen dient. Solche durch die Kieferzähne nur abgebissene Theile füllen die Taschen an, um dann durch den Apparat der Pharyngealzähne einer gründlichen Zerkleinerung unterworfen, in zermahlenem Zustande durch die enge Speiseröhre in den Magen zur Verdauung überzugehen. Diese *Pharyngealtaschen* stehen also mit einer eigenen Behandlung der Nahrung in Zusammenhang, welche als ein *Wiederkäuen* sich darstellt und wohl auch besonderen noch unbekannten Verhältnissen der Lebensweise, die zur Ansammlung von Nahrungsvorräthen Anlass gab, entsprang.

Fig. 163.



Mund- und Pharynxhöhle von Scarus radians. *Im* Intermaxillare. *Ks 1—4* Kiemenspalten. *Pht* Eingang zur Pharynxtasche. *Phi* unterer Schlundknochen. *Phs* oberer Schlundknochen. *Oe* Eingang zum Ösophagus. (Nach SAGEMEHL.)

Von diesen Einrichtungen beziehen sich die ersten fünf mehr oder minder sicher auf die Athmung und kommen in der Abtheilung der Physostomen vor, die darin ihre Organisation als die anpassungsfähigere erkennen lassen. Der überkommene respiratorische Apparat, wie er in den Kiemen besteht und bei den übrigen Teleostei — den Physoclysten — jenem Bedürfnisse Genüge zu leisten scheint, ist bei anderen Lebensverhältnissen unzureichend geworden, und es werden ihm Hilfsorgane beigefügt, die entweder zu seiner Ergänzung dienen oder ihm auf andere Art dienstbar sind.

Für die Entstehung respiratorischer Organe aus der Wand der Kopfdarmhöhle ist die Thatsache von Wichtigkeit, *dass der Schleimhaut derselben auch abseits von den Kiemen eine Verbreitung respiratorischer Gefäße — aus Zweigen von Kiemenarterien und Kiemenvenen — zukommen kann* (HYRTL).

Aus der Literatur über diese Organe heben wir hervor: HYRTL, Die access. Kiemenorgane der Clupeaceen. Denkschr. d. math.-naturw. Cl. d. K. Acad. d. Wiss. zu Wien, Bd. X. Beitrag z. Anat. v. Heterotis. ibid. Bd. VIII. Derselbe, Über d. Amphibienkreislauf v. Amphipnous und Monopterus. ibid. Derselbe, Über Lutodeira chanos. ibid. Bd. XXI. Derselbe, Zur Anat. von Saccobranchus singio. Sitzungsber. der math.-naturwiss. Cl. d. K. Acad. d. Wiss. zu Wien, Bd. XI. Über Heterobranchus v. HEMINGER. Berichte d. v. zool. Anst. zu Würzburg 1826. VALENCIENNES, Hist. nat. des poiss. T. XV. ALESSANDRINI, Comment. novae acad. scient. Bonon. T. V. Über die Labyrinthfische. CUVIER, Hist. nat. des poiss. T. VII. J. TAYLOR, Edinburgh Journal of Science 1831. PETERS, Arch. f. Anat. u. Phys. 1853, S. 427. HYRTL, Über das Leben v. Polyacanthus. Denkschr. d. math.-naturw. Cl. d. K. Acad. d. Wiss. zu Wien, Bd. XXI. Über Citharinus: SAGEMEHL, Morph. Jahrb. Bd. XII. S. auch meine Bemerkungen über Alepocephalus, Morph. Jahrb. Bd. IV. Suppl. Über die Pharyngealtaschen der Scariden. SAGEMEHL, Morph. Jahrb. Bd. X.

γ. Dipnoer.

§ 314.

Während in den bisher vorgeführten Abtheilungen der Cranioten der Athemapparat entweder ausschließlich aus Kiemen bestand, oder mit dem Auftreten accessorischer Organe den letzteren doch, mit Ausnahme von Amphipnous, keine siegreiche Concurrenz mit den Kiemen zukam, so treffen wir dies in der kleinen, den Fischen zugerechneten Abtheilung der *Dipnoer* zu Stande gebracht. Ein neues Organ, bei Ganoiden und Teleostei in anderer Function, auch in vielen Umgestaltungen vorhanden, tritt hier als Lunge in respiratorische Wirksamkeit und ist im Stande, wenigstens zeitweise, das Geschäft des Athmens den Kiemen abzunehmen oder sich darin mit ihnen zu theilen.

Die Kiemen sind also dadurch noch keineswegs unterdrückt. Sie erinnern in Anordnung und Structur bei *Ceratodus* an die Verhältnisse bei Teleostei, indem fünf innere Kiemenspalten bestehen, die erste zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen, die letzte zwischen dem vierten und dem fünften Bogen. Der erste bis vierte Bogen trägt je zwei Reihen von Kiemenblättchen, welche mit dem größten Theile ihrer Länge an einem Septalrudiment befestigt sind. Eine einzige Reihe entspricht dem fünften Kiemenbogen. Eine Reihe von Kiemenblättchen sitzt am Kiemendeckel. Dieser schließt die Kiemenhöhle wie bei den Teleostei von vorn her ab und lässt als Ausgang nur eine mehr ventral gelegene Spalte vor dem Schultergürtel offen.

Protopterus und *Lepidosiren* drücken auch in dem Verhalten ihrer Kieme die Divergenz von *Ceratodus* aus. Bei Protopterus bestehen zwar gleichfalls fünf innere Kiemenspalten, aber die erste zwischen Hyoidbogen und erstem Kiemenbogen ist unansehnlich und bei Lepidosiren geschlossen. Eine Kiemenblattreihe stellt eine Opercularkieme vor. Während der dritte und vierte Bogen zwei Kiemenblattreihen trägt, entbehrt der erste und zweite Bogen derselben gänzlich. Dagegen trägt der fünfte Bogen noch eine Reihe, welche vom vierten aus auf ihn übergewandert zu betrachten ist (BOAS), da die Blutgefäße der Kieme des fünften Bogens sich als reine Fortsetzungen jener des vierten ergeben. Die Berücksichtigung der Thatsache, dass die Kiemenblätter dorsal oftmals von einem Bogen auf den andern übergehen und auch keineswegs nur auf den betreffenden Bogen beschränkt sind, liefert eine weitere Begründung jener Deutung. Wir hätten es demzufolge nur mit zwei kiementragenden Bogen zu thun, welche denen der Teleostei entsprechen.

Zu diesen mit jenen der Knochenfische vergleichbaren Einrichtungen kommen bei Protopterus noch äußere Kiemen. Drei von oben nach unten an Länge abnehmende, etwas platte Fäden, jeder mit sehr kleinen Blättchen besetzt, entspringen oberhalb der Vordergliedmaße, dicht über dem Hinterrande des häutigen Kiemendeckels, welcher auch hier die Kiemenhöhle abschließt. Sie beziehen ihre zuführenden Gefäße von den zwei letzten Kiemenarterien und vom zweiten sogenannten Aortenbogen, also von drei auf einander folgenden Gefäßbogen, und

senden ihre Venen auch den entsprechenden Kiemenvenen zu. Daraus ergiebt sich, dass sie auf jene Kiemenbogen bezogen werden, d. h. von den Kiemen des dritten und vierten Bogens abgeleitet werden dürfen, wenn man nicht vorzieht, sie als Gebilde anzusehen, die, gleich manchen *accessorischen Kiemenorganen* der Teleostei, aus dem an die Nachbarschaft der typischen Kiemen abgezweigten respiratorischen Blutgefäßnetze resp. der dieses tragenden Haut hervorgegangen sind. Sie scheinen nur bei jüngeren Exemplaren ausgebildet vorzukommen, denn bei älteren sind sie nur durch kurze Stummel vorgestellt.

Diese *äußeren Kiemen* fehlen bei *Lepidosiren*. Auch bei Protopterus sind sie nicht immer gleich ausgebildet. Wenn die von C. Vogt aufgeworfene Frage, ob nicht Lepidosiren nur einen Alterszustand von Protopterus vorstelle, in bejahendem Sinne beantwortet würde, so wären jene äußeren Kiemen von Protopterus ebenso wie die erste Kiemenspalte vergängliche Gebilde. Sie sind auch ebensowenig primitive Gebilde als die »äußeren Kiemen« der Selachier, mit denen sie, nach dem dort darüber Bemerkten, nichts zu thun haben. Der älteste Kiemenzustand bei Vertebraten kann überhaupt gar nicht eine »*Hautkieme*« sein, denn wir sehen überall die erste Anlage vom Entoderm gebildet, und bei Amphioxus wie bei Cyclostomen und Selachiern sind die *ersten* Kiemenanlagen streng an Gebiete des Entoderms geknüpft. Der Einwand, dass in einem gewissen Stadium, nach dem Durchbruch der Kiementaschen, nicht mehr scharf zwischen entodermalem und einem etwaigen ectodermalen Antheil unterschieden werden könne, ist einfach desshalb ohne Boden, weil ein solcher Zustand ja auch für die ectodermale Genese gar nichts beweist.

Auch die *äußere Kieme* von *Polypterus Lapradei* ist als accessorisches Organ aufzufassen. Sie beginnt am hinteren Ende des Kiemendeckels bis in die Nähe der Membrana branchiostega und bildet, terminal sich verjüngend, ein sehr ansehnliches, mit einer doppelten Reihe langer an einander geschlossener Fäden besetztes Organ. Die Versorgung von der Arterie des Hyoidbogens, die hier einen sehr langen Weg zurückzulegen hat, spricht gegen die Vergleichbarkeit mit den äußeren Kiemen von Protopterus oder mit anderen sogenannten »äußeren Kiemenbildungen«.

S. Steindachner in Sitzungsber. der K. Acad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturwiss. Classe, Bd. LX; ferner J. Hyrtl ebenda. Über äußere Kiemen im Allgemeinen s. Boas, Morph. Jahrb. Bd. VI S. 347.

Neue Zustände und ihre Veränderung.

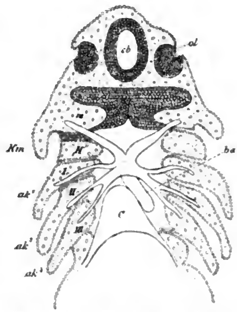
Amphibien.

§ 315.

Nochmals spielt die Athmung mittels Kiemen eine bedeutende Rolle bei den *Amphibien*, die bereits in den Besitz von Luft athmenden Organen, Lungen, gekommen sind. Diese sind jedoch noch nicht zur ausschließlichen Herrschaft gelangt, und die ersten, fast allgemein auf den Aufenthalt im Wasser angewiesenen Lebenszustände der Amphibien vollziehen ihre Athmung durch Kiemen. Wo diese Lebensweise sich forterhält, behalten die Kiemen ihre Function, die sie jedoch entweder gar nicht oder nur wenig mit den Lungen theilen, während die letzteren beim Verlassen des Wassers sich zu den ausschließlichen Athmungsorganen ausbilden.

Die Anlage von fünf Kiementaschen hat sich von den Fischen her vererbt erhalten, auch in der Anzahl. Die erste Aussackung entsteht zwischen Kiefer- und Hyoidbogen, die zweite zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen, die folgenden an entsprechender Stelle. Nicht an allen Bogen gelangen Kiemen zur Anlage, und wo sie entstehen, ergeben sich etwas andere Verhältnisse als bei den Fischen. Während sich dort, durch die Ableitung der Befunde bei den Teleostei von jenen der Selachier, bei allen Verschiedenheiten im Einzelnen die fundamentalen Zustände ziemlich gleichartig finden, ergeben sich bei Amphibien insofern bedeutendere Veränderungen, *als deren Kiemen* ectodermalen *Ursprungs* Hautkiemen *sind* (GOETTE, MAURER). Sie sprossen nämlich von der Außenseite der Kiemenbogen früher hervor, als die Anlagen der zu den Kiemenspalten sich umwandelnden Taschen nach außen sich öffnen. So entstehen in der Regel drei von eben so vielen Bogen entspringende, entweder fiederartig mit Blättchen besetzte oder auch ramificirte *äußere Kiemen*, zwischen deren Wurzeln die Kiemenspalten in der Regel zu vieren ausmünden, nachdem die erste Kiemenspalte andere Beziehungen gewonnen hat. Der Mangel von knorpeligen Stützen, wie solche den Kiemenblättchen der Fische zukommen, steht wohl gleichfalls mit der Art der Genese dieser Kiemen in Verbindung. Wir unterscheiden bei allen den vom Kiemenbogen und dem darüber befindlichen Integument ausgehenden *Stamm*, welcher zuweilen eine breite Platte, die *Kiemenplatte*, vorstellt, die in ein schlankeres Gebilde sich auszieht. Er birgt eine die Kiemen bewegende Muskulatur und trägt entweder direct oder auf von ihm ausgehenden Ramificationen die kleinen Kiemenblättchen, schmale lanzett- oder fadenförmige Fortsätze, in denen die respiratorischen Blutgefäße sich vertheilen. Solche Kiemen finden sich sowohl bei den Perennibranchiaten als auch in den Jugendzuständen der übrigen Amphibien.

Fig. 161.



Combinirter Horizontalschnitt einer Larve von Triton taeniatus (Länge 4,4 cm). *cb* Centralnervensystem. *ol* Riechgrube. *C* Herz. *ba* Bulbus arteriosus. *m* Kieferbogen. *H* Hyoidbogen. *I, II, III* erster bis dritter Kiemenbogen. *Km* Fortsatz. *ak*¹, *ak*², *ak*³ Kiemenanlagen. (Nach MAURER.)

Somit ist es zu neuen Einrichtungen gekommen, welche mit den alten nur das Physiologische zur gemeinsamen Grundlage haben, denn wenn auch wieder die Kiemenbogen in ihrer früheren Bedeutung sich erhalten haben, so kommt doch in der Art der Genese der Kiemen selbst etwas Neues zur Geltung, das nicht von einer einfachen »Umwandlung« des älteren Zustandes ableitbar ist.

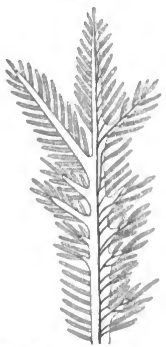
Für das Verständnis der bedeutsamen Öffnung, die hier vorliegt, bildet die Stellung der Amphibien im System die wichtigste Instanz (vergl. Bd. I, S. 66). Abgesehen vom Skelet kommt in keinem Organsystem die Besonderheit zu

schärferem Ausdruck als in den Kiemen, wenn auch manche Verknüpfungen, auf die wir weiter unten eingehen, auch für die Kiemen nicht ganz fehlen. *Bei den Amphibien bildet die Umwandlung in den tetrapoden Zustand das Fundament der respiratorischen Veränderung.* Jener Erwerb, an die letztere geknüpft, ist nur in seinen ersten Anfängen unbekannt. Dass beide in successiver Entfaltung erscheinen, bleibt eine wohlbegründete Annahme, und das Fehlen ausgesprochener Übergänge wird aus dem paläontologischen Verhalten der Amphibien begreiflich. So weit sie es vermag, giebt die Vergleichung eine Füllung der bestehenden Lücke. Für die Umgestaltung muss aber die ganze Kopfdarmhöhle in Betracht kommen, deren nutritorische Function durch die laterale Verschiebung der Kiemen sich im Vordergrunde befindet.

Der Apparat erfährt von seinem ausgebildetsten Zustande an eine definitive Rückbildung durch mehrfache Stufen hindurch, die wir in den einzelnen Abtheilungen dauernd vertreten sehen.

Von den *Perennibranchiaten* besitzen Siren drei, Proteus und Menobranchus zwei äußere Kiemenöffnungen, indem bei der ersten Gattung die erste von den vier bei Salamandrinenlarven vorhandenen Öffnungen sich geschlossen hat, bei Proteus und Menobranchus auch die letzte. Die drei Kiemen sitzen den drei ersten Kiemenbogen an. Bei Menobranchus wird jede von einem massiven Stamm getragen, bei Proteus ist der schlankere Kiemenstamm mit zwei Reihen zahlreicher Blättchen besetzt, hin und wieder verästelt (Fig. 165), während er bei *Siren* reichere blättchentragende Zweige besitzt, die sich mehrfach ramificiren.

Fig. 165.



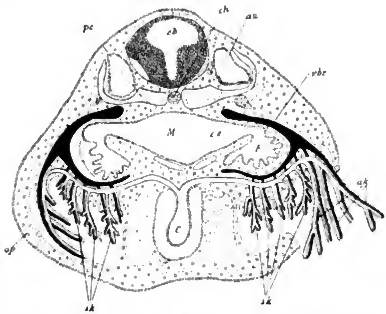
Eine Kieme von Proteus von vorn gesehen. An der einen Reihe der Kiemenblättchen ist die Kiemenvene mit ihrer Verzweigung in den Blättchen angegeben. Schema. (Nach BOAS.)

Diese Organe erhalten sich bei den anderen Urodelen während des Larvenzustandes, wie dies auch bei den Gymnophionen sich findet, die vorübergehend drei stattliche Paare gefiederter Kiemen besitzen (Ichthyophis). Nach der Rückbildung der Kiemen besteht eine einzige Kiemenöffnung, deren Fortdauer die Derotremen auszeichnet. Auch diese Öffnung schließt sich bei den *Salamandrinen*, und damit ist jener niedere, durch Kiemenbesitz charakterisirte Zustand völlig überwunden. In einzelnen Fällen kann er aber selbst bei Salamandrinen fortdauern wie bei Amblystoma, welches im Zustande von Siredon bei vier Kiemenöffnungen drei äußere Kiemen trägt.

Die äußeren Kiemen walten auch noch im Larvenzustande der Anuren, bei welchen jedoch neue Einrichtungen, als Anpassungen an die Lebensweise, Platz greifen. Drei Paare äußerer, von vorn nach hinten an Größe abnehmender Kiemen kommen sehr frühzeitig zum Vorschein (Rana). Diese Zahl kann auch reducirt sein (Alytes). Diese Kiemen erhalten sich aber nicht in der offenen Lage

(Fig. 166 *ak*), da ein vom Hyoidbogen ausgehender *membranöser Kiemendeckel* (*op*), der bereits bei Urodelen (z. B. bei Larven von Salamandra) vorhanden ist, sie von vorn her überwächst, indess zugleich neue, kürzere Kiemenbüschel von den Kiemenbogen hervorsprossen (*ik*). Diese dienen den einer Rückbildnng verfallenden erstgebildeten Kiemen, welche äußere Kiemen waren, zum functionellen Ersatze und finden sich dann alternirend in einer Doppelreihe an den drei ersten Kiemenbogen, am vierten in einfacher Reihe. Alle sind von der Deckelmembran in eine Kiemenhöhle eingeschlossen, welche bei weiterer Ausbildung der Deckelmembran nur durch eine enge Öffnung nach außen communicirt. Beide Öffnungen bleiben getrennt bei Pipa, während sie bei anderen, in einen meist weit nach hinten gerückten Canal ausgewachsen, sich ventral zu einer gemeinsamen Öffnung vereinigen (Bufo, Bombinator), oder es schließt sich eine Spalte ganz (die rechte bei Rana), nnd dann wird alles Wasser durch die offenbleibende linke Öffnung ausgeleitet, nachdem die rechte Kiemenhöhle durch eine ventrale Querverbindung mit der linken in Zusammenhang steht.

Fig. 166.



Combinirter Querschnitt durch den Kopf einer (13 mm langen) Kaulquappe von **Rana esculenta**, den ersten Kiemenbogen darstellend. *cb* Gehirn. *ch* Chorda. *au* Auge. *pc* Primordialcranium. *M* Mundhöhle. *F* Anlage des Filtrirapparates. *c* Bulbus arteriosus. *op* Kiemendeckel. *ik* innere Kieme. *ak* äußere Kieme. *ce* Ösophagus. *vbr* Kiemenvene. Die Kiemenvenen sind schwarz, die Kiemenarterien weiß. Links ist die Kiemenhöhle noch offen, rechterseits schon geschlossen. (Nach MAURER.)

Mit dieser sich abschließenden Kiemenhöhle entstand etwas Ähnliches wie bei den Fischen, und physiologisch kann man von einer Wiederholung sprechen, bis in alle Theile der Einrichtnng. Morphologisch dagegen besteht eine ganz bedeutende Verschiedenheit, bis in die Einzelheiten herab, und die hier *fundamentale* Differenz der *beiden biologischen Betrachtungsweisen* gehört auch dafür zu den leuchtenden Beispielen.

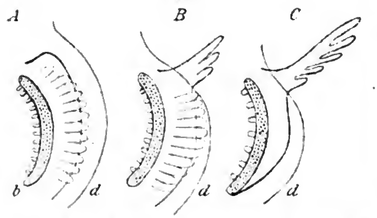
Diese »*inneren Kiemen*« (Fig. 166 *ik*) stehen nichts weniger als in einem Gegensatze zu den äußeren. Wie ja die letzteren einfach durch das Umschlossenwerden von der Deckelmembran zn »inneren« wurden, so sind die gleich als innere Kiemen entstehenden nur das Product einer Fortsetzung desselben Vorganges, durch welchen die äußeren Kiemen sich bildeten. Durch ihre innere Lage kommt ihnen nicht mehr Übereinstimmung mit den Kiemen der Fische zu als den äußeren Kiemen nach dem Einschlusse in eine Kiemenhöhle. Daraus geht hervor, dass bei den Anuren mit der inneren Kiemenbildung nicht ein altes Erbstück

neu in die Erscheinung tritt, sondern dass darin ein *secundärer Process* waltet, gegen welchen die äußeren Kiemen das Primäre vorstellen. Wahrscheinlich besteht auch bei den sogenannten »inneren Kiemen« keine entodermale Betheiligung. Stellen nun die inneren Kiemen nur eine später und reicher sprossende Serie derselben Organe vor, wie sie in den äußeren sich darstellen, so ergiebt sich für den gesammten Kiemenapparat der Amphibien eine größere Entfernung von dem Verhalten der Kiemen der Fische, als die oberflächliche Betrachtung erkennen lässt. Dennoch werden aber von jenen zunächst die äußeren Kiemen abzuleiten sein, diese sind für die Amphibien die primitivere Form, aber nicht für die Fische oder für die Wirbelthierkiemen im Allgemeinen, wie oben bereits dargelegt ist.

Der Versuch, jene *Hautkiemen* von inneren oder *Darmkiemen* abzuleiten, muss an jene Zustände anknüpfen, bei denen die Kiemenblättchen noch größtentheils an den Septen befestigt sind, denn die Septa sind ursprünglich bis zum äußeren Integument reichende, bei den Selachiern sogar noch an ihrem äußeren Theile vom Integument vorgestellte Gebilde, wie sie mit einiger Reduction auch noch bei Ceratodus bestehen. Indem diese Septa sich an ihren ventralen Partien reducirten und an den dorsalen umfänglicher gestalteten, ließen sie in letzteren den Stamm der äußeren Kieme entstehen, auf welchen die Bildung neuer Kiemenblättchen Platz griff.

Durch Boas ward der Weg gezeigt, welchen diese Entstehung äußerer Kiemen eingeschlagen haben mag. Mit einigen Abweichungen können wir ihm folgen und Fig. 167 giebt davon eine schematische Darstellung. In *A* ist eine Kieme von *Ceratodus* gegeben, an welcher die Kiemenblättchen nur zum Theile die septale Lamelle überragen, während diese selbst an ihrer dorsalen Partie über die obersten Blättchen vorsteht. In *B* ist eine hypothetische Zwischenform dargestellt, an welcher die septale Platte noch Kiemen trägt, aber diese Platte hat sich mit ihrer oberen Partie nach außen fortgesetzt und trägt hier gleichfalls Kiemenblättchen, welche jedoch mit der Verlängerung des ectodermalen Abschnittes des Septums von diesem ausgingen, indem das respiratorische Gefäßnetz sich in diese erstreckt hat. Diese Annahme scheint mir mehr Grund zu haben als jene, welche eine Wanderung der Blättchen der inneren Kieme auf den Septalfortsatz statuirt, denn wir finden in der Structur der äußeren Kiemen nichts auf die inneren Kiemenblättchen Beziehbares. Diese Blättchen sind also als *successive entstandene Neubildungen* anzusehen, die wohl eine günstigere Gestaltung der Athmung mit sich führten und unter diesem Einflusse ihre Ausbildung gewannen. Indem die Athmung immer vollständiger von ihnen vollzogen ward, kam es zur Rückbildung der inneren Kiemen; dann finden wir die Zustände, wie sie in *C* ersichtlich und den wesentlichen Verhältnissen der äußeren Kiemen der *Amphibien* gemäß sind. Wir müssen also phylogenetisch die Betheiligung

Fig. 167.



Schema zur Bildung der sogenannten äußeren Kieme. *A* Ceratoduskieme, *B* vermittelndes Stadium, *C* Amphibienkieme. *b* Kiemenbogen. *d* Kiemendeckel. (Theilweise nach Boas.)

integumentaler Gebilde postuliren, um die ectodermale Ontogenese der Amphibienkieme zu erklären, und finden das Geforderte in den Kiemensepten, deren ectodermaler Antheil die Kiemenblättchenentfaltung fernerhin übernimmt und sich demgemäß zu einem bedeutenden Gebilde entfaltet. Der *Kiemenstamm* ist somit der ansehnlicher ausgebildete integumentale Abschnitt eines Septums.

Der vorhin hypothetisch genommene Zustand ist nicht so ganz ohne thatsächliche Unterlage. Die drei äußeren Kiemen von *Protopterus*, welche wir von drei Kiemenbogen ableiten mussten, gehören in die zur äußeren Kiemenbildung führende Reihe. Allein es ist hier eine weitere Sonderung erfolgt, indem die äußeren Kiemen den Zusammenhang mit den Kiemenbogen, von deren Septen sie ausgingen, verloren, und die Septa selbst an den Bogen verschwunden sind. Damit gewannen diese Kiemen eine noch nähere Beziehung zum Integumente, sie rückten über das obere Ende der äußeren Kiemenöffnung und haben dadurch die Beziehung zu den inneren Kiemen äußerlich vollständig aufgegeben.

Die *äußeren Kiemen* der Amphibien sind durch die im Kiemenstamme und in dessen Zweigen sich verbreitende Muskulatur äußerst contractile Gebilde. Wimperepithel überkleidet die Blättchen, welche viel einfacher als die Kiemenblättchen der Fische gebaut sind. Jedem Blättchen kommt eine Capillarschlinge zu. Mit dem Integument theilen sie auch die Pigmentirung. Bemerkenswerth ist die bedeutendere Länge der Kiemenblättchen oder Fäden bei denjenigen Urodelen, welche ihre Entwicklung im Uterus oder auch im Ei durchlaufen. Dadurch wird an die fadenförmige Verlängerung der inneren Kiemen bei Selachier-Embryonen erinnert, und es darf wohl dasselbe Causalmoment als wirksam gelten. Am bedeutendsten ist diese Verlängerung der Kiemen bei Salamandra atra und bei Cöcilien (Ichthyophis), wo sie sich nicht bloß auf die Blättchen, sondern auch auf den Stamm der Kieme erstreckt.

Sarasin, Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon II, 1. 1887.

Umwandlungen anderer Art treten bei den Kiemen einiger Anuren auf, die innerhalb besonderer Bruttaschen des Weibchens sich entwickeln, z. B. bei *Notodelphys* (Nototrema). An der Stelle der Kiemen finden sich hier jederseits zwei von Kiemenbogen entspringende Fäden, die in eine glockenförmige Hautausbreitung übergehen. Die Fäden führen die Kiemengefäße zur Glocke, in welcher das respiratorische Gefäßnetz sich ausbreitet.

Weinland, Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.

Etwas Ähnliches ward bei gewissen Cöcilienlarven (Typhlonectes) beobachtet (Peters, Monatsb. der Berliner Acad. 1875), wo jederseits ein ansehnlicher membranöser Lappen, in welchem die Blutgefäße sich vertheilen, aus der Umbildung einer Kieme hervorgegangen war.

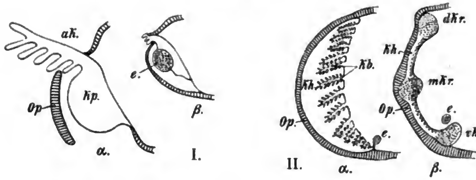
Den äußeren Kiemen dürfen vielleicht auch die eigenthümlichen Fortsätze zugerechnet werden, welche bei Tritonlarven, sehr selten bei Siredon (Maurer), vom Kieferbogen ausgehen. Sie werden meist als Tastorgane aufgefasst, scheinen auch in dieser Richtung, zumal durch ihre Stellung, zu fungiren, *entstehen aber auf die gleiche Weise wie die Anlagen der Kiemen* (vergl. Fig. 161) und rücken erst nach und nach an den späteren Ort. Auch ihre Beziehung zu dem ersten und ältesten Gefäßbogen ist bei der Frage nach ihrer Bedeutung zu beachten. Ob sie alte Erbstücke sind, bleibe vorläufig dahingestellt.

§ 316.

Die Ableitung der inneren Kiemen von den äußeren, denen sie bei den Anuren in unmittelbarem zeitlichen und räumlichen Anschlusse folgen, und mit denen sie die Bedeutung als Hautkiemen theilen, lässt gegen die bei den Fischen

herrschenden Kiemenbildungen (Darmkiemen) eine Kluft bestehen. Der Kiemenapparat der Fische ist verschwunden und wird durch neue Einrichtungen ersetzt, die von ihm aus zwar ableitbar, aber doch ohne directen Zusammenhang mit ihm sich darstellen, eben weil es bei den Amphibien *nicht mehr zur Anlage entodermaler Kiemen kommt.* Für diese besteht aber noch die Örtlichkeit bei den Perennibranchiaten an den Larven der Salamandrinen. Sie findet sich besonders bei den letzteren deutlich in der *Kiemenplatte* vor, welche, von den Kiemenbogen ausgehend, als Septum der Kiemenspalten dient und dorsal in den Stamm der äußeren Kieme übergeht. Dass bei der ersten Anlage der Kiementaschen das Entoderm an der Überkleidung der Kiemenplatten betheiligt ist, liegt wohl außer Zweifel, wenn auch für später eine Grenze gegen den ectodermalen Antheil nicht mehr nachweisbar erscheint. In dem Bestehen der Kiemenplatten darf aber ein Anklang an den niederen Zustand erkannt werden. Auch das Fehlen der Platten bei den Anuren ist in jener Hinsicht von Belang. Die Stelle der Kiemenplatte nehmen die inneren Kiemen ein, welche jedoch keineswegs aus der Platte hervorgingen.

Fig. 168.



I. Schema einer Urodelenkieme. α) bei der Larve, β) in der Metamorphose.
α) aK äußere Kieme. Kp Kiemenplatte. Op Kiemendeckel.
β) äußere Kieme geschrumpft, verschwindet. Kp die rückgebildete Kiemenplatte schrumpft gleichfalls, verschwindet aber nicht, sondern bildet mit einer benachbarten zusammenschließend, unter Verschluss der betr. Kiemenspalte, ein Epithelkörperchen e (am ersten Bogen die Carotidendrüse).

II. Schema einer inneren Anurenkieme. α) bei der Larve, β) in der Metamorphose.
α) Op Kiemendeckel. Kh Kiemenhöhle. Kb Kiemenbüschel. e Epithelknospe.
β) Obliteration der Kiemenhöhle Kh. Bildung von ventralen, mittleren und dorsalen Kiemenresten (dkr, mkr, vkr).
(Nach Maurer.)

Dies wird auch durch einen besonderen Vorgang erwiesen, der an die Rückbildung der Kiemenplatte der Urodelenlarven anknüpft (Fig. 168 I α, β).

Aus der epithelialen Bekleidung der Platte entsteht hier ein allmählich in die Tiefe gelangender Körper, der bei Anurenlarven schon in sehr früher Periode auftritt, und zwar in mehr ventraler Lage (Fig. 168). Bei Anuren und Urodelen ist es aber die homologe Localität, wie aus den Beziehungen der Lage der Epithelkörper zu den Blutgefäßen erwiesen ist (Maurer). Daraus ist zu schließen, dass auch bei den Anuren einmal die Kiemenplatte vorhanden war, welche sich rückgebildet hat und der Entfaltung der inneren Kiemen längs der Kiemenbogen Platz machte.

Aus dem vordersten, im Bereiche des ersten Kiemenbogens entstandenen Epithelkörper geht bei Anuren wie bei Urodelen ein mit dem ersten Arterien-

bogen Gefäßverbindungen gewinnendes Gebilde, die sogenannte **Carotidendrüse** hervor (s. darüber beim Blutgefäßsystem).

Wie bei den Fischen, bestehen auch an den Kiemenbogen der Amphibien gegen die innere Mündung der Spalte gerichtete Vorsprünge, durch welche der Durchlass nur von Wasser, nicht aber von mit diesem aufgenommenen Nahrungstheilchen gestattet ist. Bei den Urodelen sind es Verdichtungen der Schleimhaut von knorpelähnlicher Beschaffenheit, aber nicht aus Knorpel bestehend. Sie liegen in Reihen dergestalt, dass sie von einem Kiemenbogen her zwischen die entsprechenden Gebilde der anderen, die Spalte begrenzenden Bogen eingreifen. Die Spalte erscheint dadurch an ihrem inneren Eingang in Gestalt einer Wellenlinie. Von diesen einfacheren Einrichtungen leiten sich jene der Anurenformen ab. Jenes verdichtete Gewebe ist in reicherem Maße und in complicirterer Form entfaltet und bildet bedeutendere, der Concavität der Kiemenbogen ansitzende Erhebungen (Siebwälle) mit gekräuselten Rändern. So entsteht hier ein »Siebapparat«, der dem Wasser nur in feinster Vertheilung Durchlass gestattet und selbst kleinsten festen Theilchen den Zutritt zur Kiemenhöhle verwehrt. Daraus ergiebt sich eine doppelte Beziehung der Einrichtung. Sie dient der Nahrungsaufnahme, indem sie alles an geformten Bestandtheilen mit dem Wasser Aufgenommene nur dem Darm zukommen lässt, und dient indirect der Athmung durch Sicherstellung der Kiemenhöhle vor dem Eindringen von Fremdkörpern.

Bezüglich der Rückbildung des Kiemenapparates zeigt sich unter den Urodelen der Weg in seinen einzelnen Stadien schon bei Perennibranchiaten, indem bei diesen einige Spalten bereits dem Verschlusse anheimgefallen sind (s. oben). Der fortschreitende Schluss der Kiemenspalten führt zu den Derotremen, bei denen nur die Spalte zwischen dem 3. und 4. Kiemenbogen bestehen bleibt (Amphiuma, Menopoma), und von da ist nur noch ein Schritt bis zu dem Verlust der letzten Spur eines von der Mundhöhle nach außen führenden Durchganges, wie solcher sich bei den Salamandrinen vollzieht.

Eine Übersicht über das Verhalten der Kiemenspalten der Urodelen gebe ich in Folgendem nach BOAS, wobei O das Offenbleiben, H den Hyoidbogen und die Zahlen die Kiemenbogen bezeichnen:

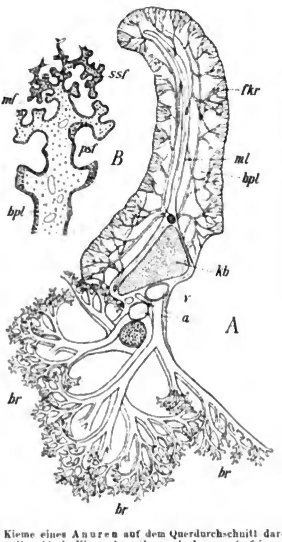
Urodelenlarve	H	O	1	O	2	O	3	O	4
Siren	H	—	1	O	2	O	3	O	4
Menobranchus und Proteus	H	—	1	O	2	O	3	—	4
Menopoma und Amphiuma	H	—	1	—	2	—	3	O	4.

Außer den Monographien über Amphibien s. RATHKE, op. cit.; ferner über die Phylogenie der Kiemen BOAS, Morph. Jahrb. Bd. VII S. 552. Über die Ontogenese F. MAURER, Morph. Jahrb. Bd. XIV. Über die Rückbildungsvorgänge bei der Metamorphose s. denselben Autor. Morph. Jahrb. Bd. XIII. Bei dieser Rückbildung von Kiemen kommt es zu mancherlei epithelialen Abschnürungen, welche als kleine Blättchen eine bestimmte Lagebeziehung einhalten und sowohl bei Urodelen als auch bei Anuren mannigfache Verhältnisse darbieten, über welche Genaueres aus der letzterwähnten Schrift zu ersehen ist. Die physiologische Bedeutung dieser Gebilde ist noch nicht ermittelt.

In die Reihe dieser vom Epithel ausgehenden Gebilde gehört auch der epitheliale Antheil der sog. *Carotidendrüse*, welche erst während der Metamorphose entsteht. Ein vom ventralen Ende des ersten kiementragenden Bogens ausgehender Epithelzapfen wächst zwischen die Arterie und Vene jenes Bogens, wie bei Anuren nachgewiesen ist (MAURER).

Die »*Carotidendrüse*«, in welcher sich eine Arterie in ein Wundernetz auflöst, ist früher als Andeutung einer Kiemenbildung betrachtet worden. Durch BOAS und MAURER ward ihr Verhalten festgestellt, nach welchem sie keineswegs unmittelbar von einer Kieme ableitbar ist. Bemerkenswerth ist aber ihre Genese aus dem Epithel einer Kiemenplatte, also einer Bildung, aus welcher für die Vorgänger der Urodelen das Vorkommen von Kiemenblättchen, die jenen der Fische homolog waren, anzunehmen ist. Wir ziehen es aber vor, die daran sich knüpfenden Fragen wegen Mangels thatsächlicher Unterlagen als noch nicht discutirbar anzusehen.

Fig. 169.



A Kieme eines **Anuren** auf dem Querdurchschnitt dargestellt. *kb* ein Kiemenbogenknorpel ebenso. *br* feinere Kiemenverzweigungen. *a* Kiemenarterie. *v* Kiemenvene *bpl* Basalplatte. *ml* mittlere Lamelle. *fkr* Filterkrause. *B* Ende des Filters, stärker vergrößert. *bpl* Basalplatte. *psf* hintere Verzweigung. *mf* mediale Faltung. *ssf* äußerste Faltung. (Nach F. E. SCHULZE.)

Ob *postbranchiale Epithelwucherungen*, die sowohl bei Urodelen als auch bei Anuren gefunden wurden (MAURER), als Spuren nicht mehr zur Ausbildung gelangender Kiemenspalten zu deuten sind, ist gleichfalls eine offene Frage. Bei Urodelen (Siredon, Triton) findet sich nur linksseitig, hinter der letzten Kiemenspalte, ein solcher Epithelialkörper, während bei Anuren beiderseits aus einer Ausstülpung hinter der sechsten Kiemenspalte eine Anzahl (4–6) Bläschen entsteht, welche dorsal von den hinteren Zungenbeinhörnern beiderseits vom Kehlkopfeingang ihre Lage haben.

Die im *Kiemenapparat* der **Anuren** sich darstellende Einrichtung erhält eine großartig zu nennende Ausgestaltung, welche von den Kiemenbogen oder vielmehr der sie überkleidenden Schleimhaut ausgeht. Wie an den *inneren Kiemen*, die wir (in Fig. 169 *A*, *br*) in einer vereinfachten Darstellung sehen, durch fortgesetzte Verästelungen eine außerordentlich reiche Vergrößerung der respiratorischen Fläche bedingt wird (Fig. 169), welche den weiten Raum der Kiemenhöhle erfüllt, so kommt auch an der inneren Seite der Kiemenbogen eine Vergrößerung der Oberfläche zu Stande, aber ganz anderer Art und Bedeutung. Die Schleimhaut erzeugt hier Fortsätze, aus welchen ein *Filter* gebildet wird. Es entstehen

von den Kiemenbogen ausgehende und ihnen folgende Lamellen, Filterlamellen, an deren beiden Seiten wieder Fortsätze, in Reihen angeordnet, entspringen, welche, sich nun verzweigend, schließlich in krausenartig angeordnete Faltungen übergehen. Solche *Filterkrausen* besetzen also die Filterlamellen in ihrer ganzen Höhe und setzen einen Apparat zusammen, durch welchen das zu den inneren Kiemen strömende Wasser in kleinste Räume vertheilt wird. Dieser Filtrirapparat zeigt in der Kiemenhöhle in seiner Beschränkung auf das von den inneren Kiemen eingenommene Gebiet seine physiologische Beziehung aufs klarste, während an anderen Strecken die Schleimhaut einfacher, nur mit Papillen ausgerüstet, sich darstellt.

Als Kiemen, wie gleichfalls schon gedeutet wurde, sind jene Bildungen keineswegs anzusehen. Auch die Filtergefäße beweisen das, indem sie mit den respiratorischen nichts zu thun haben; sie sind rein nutritorisch, wenn sie auch, der Mächtigkeit des Apparates gemäß, nicht als spärlich angesehen werden können. Die *Mittellamelle* des Filterapparates führt ihre Bahnen (s. Fig. 169).

Indem das *filtrirte Wasser* den inneren Kiemen zukommt, wird durch sie eine *höhere Stufe* erreicht als von den ursprünglichen äußeren, und auch die vollkommene Verzweigung dieser inneren Kiemen entspricht einer höheren Stufe, da sie den respiratorischen Blutwegen eine nicht bloß reichere Vertheilung bringt, sondern auch gemäß der geschützten Kiemenlage eine dicht an die Oberfläche der Kiemen gerückte Lage gestattet. Die kleinsten Capillaren sind so enge Räume, dass Blutzellen in ihnen nicht mehr Aufnahme finden.

F. E. Schulze, Die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. II. Abhandl. der K. preuß. Academie Berlin 1888. 1892.

Untergang der Kiemen.

Von den Kiemen der Amnioten.

§ 317.

Auch in den höheren Abtheilungen der Wirbelthiere kommt nach Rathke's Entdeckung eine Anlage des Kiemenapparates zu Stande, wenngleich in beschränktem Maße, und nur in den frühesten Stadien mit den niederen Zuständen vergleichbar. Bei allen Amnioten werden *Kiementaschen vom Ectoderm der Kopfdarmhöhle angelegt.* Die Kiemenbogen zwischen sich fassend, erstrecken sie sich nach außen, wo ihnen eine leichte Einsenkung des Ectoderms entgegenkommt. Fünf solcher Taschen bilden sich bei Reptilien, auch bei Vögeln, wenn auch die letzte nicht immer sich ausbildet, vier kommen den Säugethieren zu, die hinterste stets minder im Umfange entfaltet als die vorderen, auch weniger tief.

Nachdem im Grunde der Taschen das von außen furchenartig eingesenkte Entoderm mit dem Ectoderm zusammenstieß, kommt es an den vorderen Taschen zu einer Durchbrechung, zur Bildung von Spalten, die wir wieder Kiemenspalten nennen. Ob die Durchbrechung regelmäßig auftritt, ist insofern nicht ganz sicher, als sie von manchen Seiten in Abrede gestellt wird. Doch muss dem gegenüber der bestimmte Nachweis der Öffnung an den vorderen Spalten bei Säugethieren (Liessner) ins Gewicht fallen. Die Bedeutung des gesammten Apparates als eines

von den Fischen her erworbenen Erbstückes der Wirbelthierorganisation wird durch jene andere Meinung nicht geschmälert, denn im übrigen Wesen der Gebilde liegt bereits zur Genüge die volle Übereinstimmung des Anfangs vor.

Wie die hinteren *Kiementaschen* mit den sie trennenden Bogen die kleineren sind, so liegen sie auch an einer leichten Einsenkung (*Sinus cervicalis*, RABL) der Körperoberfläche, und ein bedeutenderer Vorsprung, welchen der Hyoidbogen bildet, überragt sie. Dieser Vorsprung repräsentirt die Anlage eines Kiemendeckels (*Kiemendeckelfortsatz*, RATHKE). Indem derselbe allmählich mit der seitlichen Leibeswand verschmilzt, verschwindet jener Sinus. *Kiemenblättchen gelangen nicht mehr zur Anlage*, ebensowenig als sich an den Bogen ein Gefäßnetz entfaltet, wie denn der ganze Apparat keine respiratorischen Dienste mehr leistet. Er wird in dieser Function vollständig durch die Lungen abgelöst, die schon bei den Amphibien den Sieg über den niederen Athmungsapparat der Kiemen davontrugen. Wenn wir dennoch die Taschen und Bogen Kiementaschen und Kiemenbogen benannten, so geschieht es nicht nur, weil an ihnen bei den Anamnia Kiemen zur Ausbildung kommen, sondern weil sie, auch ohne Kiemenblättchen, den niedersten Respirationsapparat zusammensetzen, wie er im Wesentlichen schon bei den Acraniern besteht.

Die Erhaltung der Anlage dieses Apparates bei den Amnioten gründet sich nicht allein auf reine Ererbung, sondern auch auf die Dienste, welche sowohl die Kiemenbogen als auch die Anlagen der Taschen (diese wenigstens theilweise) dem höheren Organismus zu leisten im Stande sind. Es ist desshalb nicht der ganze Apparat zum Untergange bestimmt. Wie aus den in den Kiemenbogen entstehenden Skelettheilen manche andere später zu betrachtende wichtige Stützgebilde hervorgehen (s. darüber § 132), so kommt auch die erste, zwischen Kiefer- und Hyoidbogen gelegene Tasche, die bei Selachiern und Stören den Spritzlochcanal bildet, in die schon bei den Amphibien erworbene Beziehung zum Gehörapparate und bleibt darin, während von anderen Kiementaschen aus deren Epithelbekleidung gleichfalls schon bei den Anamnia bestehende besondere Organe sich bilden, die wir besonders zu betrachten haben.

Andeutungen einer größeren Anzahl von wirklich zur Anlage gelangten Kiementaschen sind in epithelialen Abschnürungen gesehen worden, welche bei *Reptilien* bald paarig, bald nur linksseitig bestehen (VAN BEMMELEN, Zoolog. Anzeiger 1886). Auch bei *Vögeln* soll etwas Ähnliches vorkommen. Bei *Säugethieren* gehen von der vierten Kiemenspalte paarige Gebilde hervor, welche sich mit der Anlage der Schilddrüse verbinden (BORN); es ist aber zweifelhaft, ob hierin etwas auf die »postbranchialen Körper« Beziehbares sich findet.

Der Versuch von HIS (Arch. f. Anat. u. Entw. 1881), durch eine andere Terminologie der Taschen und Spalten die hohe Bedeutung derselben abzuschwächen, ist kein glücklicher, denn er trifft nicht die Natur dieser Gebilde, die uns aus ihren Beziehungen erhellt.

RATHKE, Isis 1825, S. 747 u. 1101. HUSCHKE, Isis 1827, S. 431. Neuere: BORN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. HOFFMANN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. Derselbe, Morph. Jahrb. Bd. XI. A. FRORIEP, Arch. f. Anat. u. Entw. 1885. RÜCKERT, Mittheil. d. Ges. f. Morpholog., München 1884. LIESSNER, Morph. Jahrb. Bd. XIII. S. auch die embryolog. Lehrbücher.

Aus dem Kiemenapparat entstandene Organe.

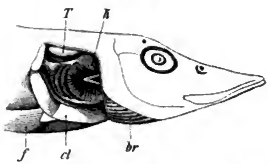
1. Thymus (Glandula thymus).

§ 318.

Von den epithelialen Anlagen der Kiemen nehmen bei den Wirbelthieren Organe ihre Entstehung, welche zwar mit der respiratorischen Function keinen erkennbaren Zusammenhang besitzen, allein bei der Unsicherheit ihrer functionellen Bedeutung überhaupt doch hier im Anschlusse an die Kiemen eine Betrachtung finden müssen. Die Organe, um welche es sich zunächst handelt, sind bezüglich der Örtlichkeit, an der sie entstehen, mehr noch durch die später gegebenen Lagebeziehungen, unter einander recht verschieden, werden jedoch in ihrer Textur in ziemlicher Übereinstimmung getroffen. Sie stellen meist *blutgefäßreiche Gebilde* vor, in deren bindegewebigem Gerüste Zellen, Abkömmlinge des Entoderms, bald gruppirte, bald mehr isolirte Vertheilung finden. Auch manche andere Bildungen, Flüssigkeit führende Hohlräume etc. sind darin beschrieben worden. Sie wurden daher, vorzüglich auch in Ansehung ihrer gelappten Beschaffenheit, früher für Drüsen erklärt. In der Regel bleiben diese Organe, die man als Thymus zusammenfasst, nur in Jugendzuständen bestehen oder haben doch da ihre bedeutendste Volumsentfaltung.

Eine Gruppe lose verbundener Läppchen, die jederseits hinter den Kiemen liegt, wird bei den *Cyclostomen* (Myxinoiden) als Thymus gedeutet. Bei den Selachiern gestaltet sich ein oberhalb der dorsalen Enden der Kiemenbogen gelegenes, längliches, wie aus Lappen zusammengesetztes Organ aus dem Epithel des Daches der Kiementaschen-Anlagen, wobei letztere sämmtlich betheiligt sind. Die getrennt entstehenden Anlagen, wie epitheliale Sprosse sich darstellend, treten unter Einwuchern mesodermaler Elemente allmählich zu jenem scheinbar einheitlichen Organe zusammen.

Fig. 170.



Kopf eines jungen Hechtes. Kiemendeckel entfernt. *T* Thymus. *k* Kieme. *br* Membrana branchiostega. *cl* Clavicula. *f* Brustflosse. (Nach F. Maurer.)

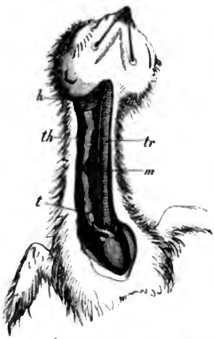
Unter den Ganoiden ist beim Stör an der hinteren Grenze der Kiemenhöhle, vor dem Schultergürtel eine Follikelgruppe bekannt, die ihrer Structur gemäß als Thymus zu deuten ist.

Den Teleostei kommt das Organ in ähnlicher Lage zu, wie bei Selachiern von einer membranösen Hülle umschlossen und auch der Schleimhaut der Kiemenhöhle dicht aufgelagert (Fig. 170 *T*), bald in der Nähe des oberen Endes des vierten Kiemenbogens, bald auch auf früheren Stufen weiter nach vorn zu. Besondere Beachtung verdient *der Zusammenhang mit der Schleimhaut der Kiemenhöhle*, welche hier ähnliche Beschaffenheit wie die Thymus selbst aufweist und sich dauernd für das ganze Organ erhält, wenn auch hin und wieder dieser Zusammenhang auf einen Stiel beschränkt wird (z. B. Gasterosteus). Die Anlage

des Organs erfolgt aus epithelialen Wucherungen, an welchen vier Kiemenspalten theilnehmen (Forelle). Durch die Betheiligung der oberen Abschnitte der Kiementaschenanlagen oder der Kiemenspalten reihen sich die **Amphibien** in dem Aufbau der Thymus enger den Fischen an. Bei den Urodelen (Siredon) nehmen, so weit bekannt, sämmtliche fünf Kiemenspalten insofern Theil, als epitheliale Sprossen sich von ihnen abschnüren; aber die beiden ersten verschwinden sehr frühzeitig, indess bei den Anuren nur die beiden ersten Spalten in Betracht kommen. Der von der ersten Spalte gelieferte Epithelspross schwindet jedoch sehr bald, indess der zweite die Thymus entstehen lässt. Wir begegnen so bei manchen Urodelen hinter und über den Kiemenbogen einer Gruppe von Follikeln, welche als Thymus gedeutet wird, während sie bei anderen (Salamandra, Triton) als ein kleines, dicht hinter dem Unterkieferwinkel subcutan gelagertes Knötchen sich darstellt; bei den Anuren liegt sie gleichfalls einheitlich über dem Kieferwinkel hinter der Paukenhöhle, bedeckt vom M. depressor mandibulae.

Unter den **Reptilien** nimmt die Thymus ebenfalls vom dorsalen Theile der Kiemenspalten ihre Entstehung, aber es sind nicht in allen Abtheilungen die gleichen, und es kommen nicht mehr die oberen, sondern die unteren Theile der Kiemenspalten in Betracht. Die daraus entstehenden Organe stellen rundliche oder ovale Körper vor, welche sich in die Halsregion begeben haben. Bei den *Eidechsen* und auch bei Hatteria sind jederseits zwei solcher hinter einander gelegener Theile neben den Halsgefäßstämmen und dem N. vagus zu finden, während bei *Schlangen* drei solcher Körper von meist gestreckterer Form weiter herab gegen die Verzweigung der großen Arterienstämme getroffen werden. Nur ein paar solcher Organe kommt den *Schildkröten* dicht hinter der Abgangsstelle der Carotiden zu.

Fig. 171.



Thymus (*th*) und Thyreoidea (*t*) eines reifen Embryo von Buteo vulgaris. *tr* Trachea. *h* Zungenbeinhorn. *m* Muskel.

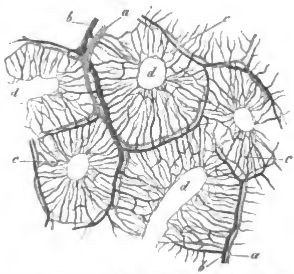
Die *Crocodile* schließen sich durch die Erstreckung der Thymus jederseits längs des ganzen Halses an die **Vögel** an (Fig. 171 *th*), bei denen die dorsale Entstehung des Organs noch waltet. Dagegen ist bei den **Säugethieren** der *ventrale Theil von Kiemenspalten* am Aufbau des Organs thätig, welches sich als ein mehr einheitliches, aber in Lappen trennbares Gebilde, oft von ziemlichem Umfange, von der unteren Halsregion in den Thorax (in den vorderen Mediastinalraum) bis zu den großen Gefäßstämmen erstreckt. Indem es nach oben zuweilen in zwei Hörner ausläuft, giebt es darin eine bilaterale Beziehung zu erkennen. Ob diese Thymus der Säugethiere bei der Verschiedenheit ihrer Genese von den gleichbenannten Organen der übrigen Wirbelthiere mit diesen für homolog betrachtet werden kann, ist vorläufig

noch nicht ganz sicher, zumal von den unteren Abschnitten der Kiemenspalten in den niederen Abtheilungen epitheliale Abschnürungen entstehen, welche besonderen, mehr oder minder gleichfalls vergänglichen Bildungen den Ursprung geben.

Die ganze in der Thymusbildung vorliegende Erscheinung dürfte in der Abspaltung entodermaler Elemente ihre hauptsächlichste Bedeutung finden. Sie reiht sich dadurch an die an anderen Localitäten des Darmes beobachteten Vorgänge und würde, wenn die Umwandlung eines Theiles ihres epithelialen Materials in lymphoide Formelemente sich als sicher erweisen sollte, eine Stelle bei dem Lymphapparate beanspruchen, die man ihr seit langer Zeit zugewiesen hat. Dass einwandernde Leucocyten zur Auflösung des epithelialen Aufbaues der Thymus beitragen, ist der erwähnten Deutung nicht günstig.

In der *Structur der Thymus* spricht sich eine Bildung von *Läppchen* (Acinis) aus, wobei dem Zwischengewebe manche Besonderheiten für die Gefäßanordnung zukommen. Im Ganzen findet von da her die Blutgefäßvertheilung in die Acini statt (Fig. 172). Aus der feineren Structur, welche wir hier nicht im Speciellen berücksichtigen können, geht nichts die Deutung des Organs Sicherndes hervor. Es liegt auch hier noch eine Aufgabe vor, welche auch nach einer anderen Seite hin sich erstreckt, nämlich zum Untergang des Organs; denn der Thymus scheint ihre Bedeutung nur in früheren Zuständen des Organismus zuzukommen. Sie entfaltet sich beim *Menschen* während der ganzen Fötalperiode und nimmt auch noch nach der Geburt an Umfang zu bis ins zweite Lebensjahr, seltener länger, und ganz selten sind die Fälle von einer auch beim Erwachsenen bestehenden Ausbildung. Den Weg der Rückbildung kennen wir nicht weniger genau als die Vorgänge der Ausbildung, aber das Causalmoment des regressiven Ganges ist unbekannt. Dass die Thymus Bedeutung für den sich entwickelnden Organismus habe, ist wohl gewiss, aber darin ist doch nicht viel mehr als eine Phrase ausgesprochen, wie viel es auch Hypothesen giebt, die auf diesem Boden für die Thymus entstanden.

Fig. 172.



Aus der Thymus des Kalbes. Blutgefäße injicirt. *a* Arterien. *b* Venen. *c* Capillaren. *d* Drüsenausführwege. (Nach His.)

Die Anlage der Thymus bei *Selachiern* hat DOHRN (Mitth. der Zool. Stat. in Neapel Bd. V) zuerst beschrieben, er sieht in dem Organ nicht mehr zur freien Entwicklung gekommene Kiemenblättchen, wodurch für die Entstehung des Organs nichts erklärt wird.

Bezüglich der *Teleostei* ist nur die Lageveränderung hervorzuheben, die das Organ in verschiedenen Abtheilungen auf verschiedene Art erfährt, je nach der an einzelnen Abschnitten derselben erfolgenden Rückbildung. S. MAURER, Morph. Jahrb. Bd. XI.

Über die Thymus der *Amphibien* ist bemerkenswerth, dass die Anlagen bei Gymnophionen und manchen Urodelen discret bleiben. Vier hinter einander liegende Läppchen bestehen bei Cöcilien, fünf bei Proteus, drei bei Menopoma. S. STANNIUS, Zootomie S. 242.

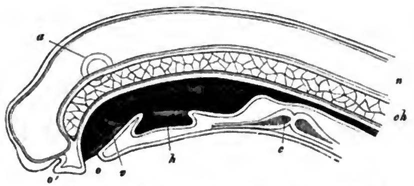
Für die Entwicklung s. MAURER, Morph. Jahrb. Bd. XIII. Für *Reptilien* und *Vögel* VAN BEMMELEN, Zoolog. Anz. Nr. 231, 232 1886. Für *Säugethiere* HIS, Anat. menschl. Embryonen III. Außerdem bezügl. d. Baues SIMON, A physiological Essay on the Thymus gland. London 1845. LEYDIG, Anat.-histolog. Unters. über Fische u. Reptilien 1853. P. DE MEURON, Recueil zoologique suisse T. III. P. VERDUN, Dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Toulouse 1898. S. auch die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte und der Gewebelehre.

2. Schilddrüse (Glandula thyreoidea).

§ 319.

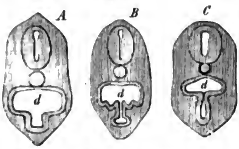
Ganz verschieden von der Thymus gelangt ein anderes Organ zur Entwicklung, nicht aus Kiemenresten sich zusammensetzend, sondern von vorn herein einheitlich im Dienste des gesammten Kiemenapparates. Der in der Kiemenhöhle der Tunicaten bestehenden *Hypobranchialrinne* (S. 214) begegnen wir auch noch bei niederen Vertebraten, vielleicht nicht mehr in derselben functionellen Bedeutung. Bei *Amphioxus* läuft diese Rinne, obwohl vorn eine Strecke weit erhoben, längs der ventralen Medianlinie des Kiemendarms entlang, aber nicht in völlig gerader Richtung, sondern durch die hier von beiden Seiten her alternirend in einander greifenden ventralen Enden der primären Kiemenstäbe in Form einer gezackten Linie. Das Epithel tritt in der Wand der Rinne in charakteristischer Umbildung auf und lässt die Homologie des Apparates mit jenem der Tunicaten erkennen, wenn auch im Ganzen gegen die Tunicaten sehr bedeutende Veränderungen Platz gegriffen haben.

Fig. 173.



Senkrechter Medianschnitt einer Petromyzonlarve (Ammocoetes). *o* Mund. *o'* Riechgrube. *r* Velum. *h* Hypobranchialrinne. *n* Rückenmark. *ch* Chorda. *a* Otocyste. *c* Herz. (Nach einer Zeichnung von CALBERLA.)

Fig. 174.

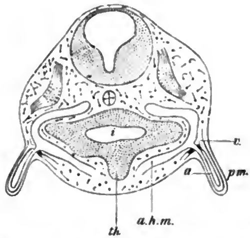


Drei Querschnitte durch die Kiemenhöhle junger Petromyzonten zur Demonstration der Hypobranchialrinne. *d* Kiemenhöhle. (Nach CALBERLA.)

Unter den *Cyclostomen* ist diese Rinne während des ersten Larvenzustandes von Petromyzon (Ammocoetes) beobachtet (Fig. 173 *h*). Ihre Epithelauskleidung steht mit dem Epithel der Kopfdarmhöhle allenthalben in Zusammenhang. Da sie nicht längs der ganzen Kiemenhöhle sich erstreckt, scheinen in Vergleichung mit Tunicaten schon Reductionen vorzuliegen. Das Epithel der Rinne jedoch bietet wiederum Modificationen dar, die auf dieselben Zustände wie bei den Tunicaten verweisen. Es bildet ursprünglich zwei an der ventralen Medianlinie verlaufende Leisten, welche unterhalb des Niveaus der beiden Kiemenarterienäste verlaufen, bis zum Ursprung der letzteren aus dem einheitlichen Stamme (W. MÜLLER). Da ein Theil der Zellen des Epithels Schleim secernirt (CALBERLA), *steht das Organ* hier noch *in Function als Drüse*. Geißelzellen im Grunde der Rinne dienen wohl zur Fortschaffung des Secretes.

Jedenfalls befindet sich das Organ in näherer Beziehung zu Tunicaten als den Acraniern. Mit der Differenzirung des als Zunge fungirenden Organs geht die Rinne Rückbildungen ein und bildet einen allmählich vom oberen Raume sich abschnürenden Canal, der endlich sich vollständig ablöst. Beim ausgebildeten Thiere verwandelt er sich in einen vom zweiten bis vierten Kiemensackpaar sich erstreckenden Complex mit Epithel ausgekleideter Follikel und bildet damit ein in physiologischer Beziehung noch nicht aufgeklärtes Organ, die Gl. thyreoidea (Schilddrüse). Als solche hat auch bei Myxine ein Complex von Bläschen zu gelten, welcher an der ventralen Fläche des Ösophagus längs der oberen Fläche des Stammes der Kiemenarterie seine Lage hat.

Fig. 175.



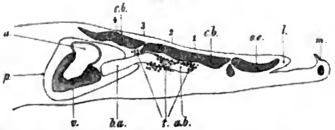
Querschnitt durch den Vordertheil des Kopfes einer Tritonlarve (von 3,8 mm Länge). *i* Kopfdarmhöhle. *th* Anlage der Schilddrüse. *pm* Kieferanhang. *a.h.m* Arteria hyomandibularis. *a* Ast derselben in den Kieferanhang. *v* dessen Vene. (Nach F. MAURER.)

Bei den Gnathostomen hat das Organ aufgehört, in seinem alten Zustande zu fungiren, und wird nicht mehr in jener Ausdehnung angelegt. Die Anlage beschränkt sich allgemein auf eine *unpaare Einsenkung des Epithels* in Gestalt eines blinden Schlauches. In diesem Zustande (Fig. 175 *th*) ergiebt sich gegen die Befunde bei den Cyclostomen eine bedeutende Vereinfachung, welche dem Schwinden der ursprünglichen Function entspricht. Schon die Anlage stellt ein *rudimentäres Organ* vor, dessen Erhaltung es wohl der großen functionellen Bedeutung verdankt, die ihm bei den Vorfahren in ähnlicher Weise wie bei den Tunicaten oder bei jungen Ammocoetes zugekommen sein wird.

Aus der schlauchförmigen Anlage gehen, ähnlich wie bei den Cyclostomen, folliculäre Bildungen hervor, indem Zellgruppen sich ablösen und von Bindegewebe umschlossen sich zu Bläschen gestalten. Dieser Vorgang wird durch eine Sprossung eingeleitet, welche an dem *soliden Zellstrange* der Anlage erfolgt und Ähnlichkeiten mit der Entwicklung zusammengesetzter Drüsen darbietet. Die sich abschnürenden Zellgruppen sind es dann, welche durch Bildung eines centralen Hohlraumes die Bläschen oder Follikel darstellen. Ein aus solchen zusammengesetztes, durch Bindegewebe einheitlich gefügtes Organ liegt bei den *Selachiern* vor der Theilungsstelle der Kiemenarterie. Dass sich diesem noch paarige, aus Abschnürungen vom Epithel hinterer Kiemenspalten hervorgegangene Gebilde anschließen (DE MEURON), ändert nichts an der Bedeutung der ersteren, als einem Abkömmlinge der rudimentären Hypobranchialrinne. Die geschlossenen, von Epithel ausgekleideten Bläschen erhalten sich in verschiedenem Umfange. Die größeren hüllt eine Gallertmasse ein; das Epithel, ursprünglich einschichtig, kann auch in ein mehrschichtiges übergehen. Bei den *Teleostei* führt die Sonderung der

Anlage in zahlreiche Follikel zu einer Umlagerung des Kiemenarterienstammes (Fig. 176), vor dessen Theilung die erste Anlage stattfand. Diese Lageveränderung entsteht durch Wachsthumsvorgänge an den Kiemenbogen und dem Kiemenarterienstamm. Im ausgebildeten Thiere bleibt der getrennte Zustand der Bläschen größtentheils erhalten, wenn auch die Hauptmasse, ein acinöses Gebilde vorstellend, den Stamm der Kiemenarterie größtentheils bald ventral, bald dorsal umlagert.

Fig. 176.



Medianschnitt durch den Unterkiefer *m*, die Zunge *l* und Copulae der Kiemenbogen *cb*, mit Herz und Kiemenarterie einer jungen Forelle von 2,5 cm Länge. *o.e* Os entoglossum. *a* Vorhof. *v* Ventrikel. *p* Pericard. *b.a* Bulbus arteriosus, der sich in den Kiemenarterienstamm *a.b* fortsetzt. *t* Schilddrüse. *1, 2, 3, 4* Abgangsstellen der Arterien für die betreffenden Kiemenbogen. (Nach F. Maurer.)

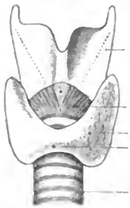
Durch das schon bei den Selachiern bestehende Auftreten epithelialer Abschnürungen von den Kiemenspalten wird auch bei den *Amphibien* eine Mannigfaltigkeit von Follikelbildungen erzeugt, welche mit der Schilddrüse in der Deutung concurriren. Indem wir letzterer nur die aus der unpaaren Anlage (Fig. 175 *th*) entstandenen Organe zutheilen, ergiebt sich für dieselbe eine Übereinstimmung der Structur der Bläschen und auch in der paarigen Gestaltung, wobei zwischen den beiderseitigen der Urodelen noch mediane Bläschengruppen als »Nebenschilddrüsen« vorkommen können. Im speciellen Verhalten bestehen dagegen bedeutendere Verschiedenheiten. Jederseits findet sich die Schilddrüse der *Urodelen* (Triton) am lateralen Rande des M. mylohyoideus, und zwar in enger Verbindung mit der Vena jugularis externa, welche sich in ein die Drüse durchziehendes Wundernetz auflöst (Maurer).

Bei den *Anuren* ist die Schilddrüse jederseits als acinöses Gebilde der ventralen Fläche des hinteren Zungenbeinhorns angelagert (Rana). Was von Nebenschilddrüsen beschrieben wurde, ist auf die in der Nachbarschaft der Schilddrüse vorkommenden Körper zurückzuführen, welche dem Epithel der Kiemenspalten entstammen und bei diesen an einer anderen Stelle berücksichtigt sind.

Übereinstimmende Verhältnisse in der Lagebeziehung zu dem Arterienstamm ergeben sich für die *Sauropsiden*, insofern die Schilddrüse hier sich meist in der Nähe der Endtheilung des Truncus arteriosus hält und damit die Lageveränderungen des Herzens begleitet. Ein einheitliches Organ bleibt sie bei den *Reptilien*, in die Quere gezogen erscheint sie bei den Lacertiliern, vor deren Trachea sie liegt, meist noch in einiger Entfernung von der Endtheilung des Arterienstammes. Bei Chamaeleo ist sie unterhalb der Abgangsstelle des Kehlsackes zu finden, durch Fäden an die Wand des Lymphraumes befestigt, der jenen umgiebt. Ähnlich wie bei den Lacertiliern ist die Form der Schilddrüse auch bei Hatteria, nur ist das Organ mehr dem Herzen genähert. In die Länge gestreckt ist es bei Pseudopus. Einen rundlichen Körper bildet die Drüse bei den Schildkröten, deren Truncus caroticus (als das Ende des Tr. arteriosus) sie mit seiner Gabelung

umfasst. Ähnlich findet sie sich auch bei den Schlangen und den Crocodilen, bei letzteren jedoch mit Andeutung einer Theilung. Diese ist bei den *Vögeln* zur Vollendung gelangt. Sie besteht jederseits von der Trachea zumeist dicht der Carotis angelagert als ein rundliches oder längliches Gebilde, an welches von oben her bei jungen Thieren die Thymus sich anschließt (Fig. 176 *t*).

Fig. 177.



Schilddrüse mit Kehlkopf vom Menschen von vorn.

Der paarige Zustand der Schilddrüse kommt auch bei vielen *Säugern* vor. Zwei völlig getrennte Gebilde stellt sie bei Monotremen, den meisten Marsupialien und Prosimiern und einzelnen aus anderen Ordnungen vor, während sie bei anderen ihre beiden Hälften durch einen mittleren Abschnitt (Isthmus) verbunden darbietet (die meisten Nager, manche Carnivoren wie Canis, Felis, Ursus, Herpestes und die Mehrzahl der Affen, wie auch der Mensch (Fig. 177). In der Regel ist sie dem Kehlkopfe benachbart, der Luftröhre angelagert, seltener ausschließlich der letzteren zugetheilt. Auch epitheliale Reste von Kiemenspalten können in den Verband mit der Thyreoidea eingehen, dauernd oder in vergänglicher Art.

Der Vorgang der Entstehung der Schilddrüse bei den Gnathostomen durch Sprossung aus einem epithelialen Schlauch ist durch seine an die Entwicklung von Drüsen erinnernde Art von besonderem Interesse. Bei Beschränkung unserer Kenntnis auf die Gnathostomen, besonders auf die höheren Abtheilungen derselben, würde man die Ableitung des Organs von einer tubulösen Drüse für wohl begründet halten. und doch ist nichts weniger als eine tubulöse Drüse der Ausgangspunkt. wenn auch vielleicht ein solcher Zustand bei den uns unbekannten Vorfahren der Gnathostomen einmal gegeben war. Es liegt also hier mindestens eine cänogenetische Stufe zwischen inne, wenn wir von Amphioxus den Ausgang nehmen, denn wir sehen nirgends, auch bei Cyclostomen nicht, eine solche tubulöse Drüse bestehen.

Dass beim Menschen ein nicht selten vom Isthmus der Schilddrüse ausgehender Fortsatz. in selteneren Fällen viel weiter empor, ja sogar zum Foramen coecum der Zunge verfolgt ward, wie ja auch auf Strecken dieses Weges Theile des Organs vorkommen können, bezeugt die primitive Entstehung. Wären andere Säugethiere ebenso oft Untersuchungsobject gewesen. so würden jene Ergebnisse schwerlich auf den Menschen beschränkt sein.

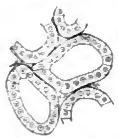
Zu der unpaaren Anlage kommt bei Säugethieren noch ein paariges, an der letzten Kiemenspalte entstandenes Gebilde, welches mit der Schilddrüse verschmilzt, jedoch bei Echidna sich getrennt erhält.

Die *Schilddrüse* erfuhr mit manchen anderen Organen wie der Thymus, den Nebennieren u. a. die Unterordnung unter den neuen Begriff von *Blutgefäßdrüsen* (Henle), d. h. Drüsen ohne Ausführgang, wobei die Blutgefäße diesen vertreten sollten. Die Ontogenie hat längst auf einen anderen Weg geführt, wenn auch auf demselben für die aus der Herkunft zu bestimmende Zugehörigkeit des fraglichen Organs mehr als für dessen physiologischen Werth Einsicht gewonnen wurde.

In dieser Beziehung ergiebt sich wenigstens für die *Säugethiere* ein hier nicht zu übergehendes Verhalten. Wenn schon in der ersten Anlage die Zellen des Epithels,

entodermaler Abstammung, die wichtigsten Elemente sind, so erscheinen sie so auch später, indem sie geschlossene Bläschen bilden, welche von einer Epithellage ausgekleidet sind (Fig. 178). Sie werden durch Bindegewebe getrennt und zugleich verbunden, in welchem Blut- und Lymphbahnen verbreitet sind. Dabei können auch durch diese einzelne Abschnitte zu einer Abgrenzung kommen, wodurch dem Ganzen ein drüsenähnlicher, *Lappen* oder *Läppchen* vortäuschender Bau zu Theil wird. Den epithelialen Bläschen kommt aber die Hauptrolle zu. Sie erscheinen bald mit einem eigenen Inhalt, der, in verschiedener Weise entstehend, eine besondere, Colloid benannte Substanz bildet. Es ist eine Abscheidung von Seiten des Bläschenepithels. Mit der Zunahme des colloiden Inhaltes vergrößern sich die Bläschen in verschiedenem Maße (Fig. 179 *b, c*).

Fig. 178.



Aus einem Schnitte durch die Schilddrüse eines neugeborenen Kindes.

Dass mit der genannten Abscheidung ein für den Stoffwechsel im Organismus wichtiger Vorgang vollzogen wird, ist erwiesen, und so gewinnt die Schilddrüse mit der Übernahme dieser Function eine besondere Bedeutung und lässt die *Erhaltung* eines Organs verstehen, welches die ihm ursprünglich zustehende Bedeutung längst eingebüßt hatte.

Die *Colloidbildung* ist keineswegs auf die Schilddrüse der Säugethiere beschränkt, sie ist bei *allen Schilddrüsen* wahrgenommen, bis zu den Fischen, allein sie *kommt nur dem aus dem Darme hervorgegangenen Haupttheile des Organs zu* und entsteht *nicht* in den auf anderen Wegen entstandenen Anschlüssen, welche der Schilddrüse zugehen. Die Erhaltung jener Function in ein und demselben aus dem Darm entsprungenen Gewebe ist von hohem Werthe für die Erkenntnis der Erhaltung ererbter Befunde und müsste dazu auffordern, auch den alleräIltesten Zustand des Organs einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

Fig. 179.



Zwei Läppchen der Schilddrüse eines neugeborenen Kindes. *a* Drüsenbläschen mit ihrem Epithel. *b* größere mit beginnender, *c* mit stärkerer Colloidbildung. *d, f* stärkere Lymphgefäße. *e* feinere Anfänge. (Aus Frey.)

Von der Literatur führe ich an: W. Müller, Über die Entwicklung der Schilddrüse, Jen. Zeitschr. Bd. VI. Derselbe, Die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen, Jen. Zeitschr. Bd. VII. Wölfler, Die Entwicklung und der Bau der Schilddrüse, Berlin 1880. Born, Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen etc., Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. Maurer, Schilddrüse und Thymus der Teleostei, Morph. Jahrb. Bd. XI. Derselbe, Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien, Morph. Jahrb. Bd. XIII. Van Bemmelen, Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien in Bijdragen tot de Dierkunde. De Meuron, Recherches sur le developpement du Thymus et de la glande thyroide. Recueil zoologique suisse T. III. P. Verdun, Dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieures. Toulouse 1898.

Von den luftführenden Organen der Wirbelthiere.

Wechselbeziehungen dieser Organe.

Allgemeines.

§ 320.

Die schon unter den Fischen, bei den Dipnoern, aufgetretene Änderung des Athmungsapparates, welche bei den Amphibien unter Rückbildung der Kiemen von dem Übergange aus dem Wasser auf das Land begleitet ist, lässt besondere Organe erscheinen, welche durch Aufnahme atmosphärischer Luft und Entfaltung eines respiratorischen Gefäßnetzes in ihren Wandungen allmählich zu den herrschenden Organen der Athmung sich gestalten. Solche Organe, Lungen, lassen den Gasaustausch um so viel vollkommener sich vollziehen, als die atmosphärische Luft durch ihren Sauerstoffgehalt gegen die im Wasser nur vertheilte Luft günstigere Verhältnisse darbietet. *Die Lungen stellen sich dadurch den Kiemen gegenüber als höhere Organe vor*, vermittelst welcher dem Organismus eine reichere Zufuhr von Sauerstoff gegen eine vollkommenere Abscheidung von Kohlensäure zu Theil wird, und aus dieser ihrer Bedeutung entspringt die Überlegenheit der Lungen über die Kiemen und deren schließlicher Untergang als niederer Apparat.

In welcher Weise der Wettbewerb der Lungen mit den Kiemen beginnt, dafür liegen nur wenige Beispiele vor (die *Dipnoer*), denn bei den Amphibien ist bereits die gesammte Organisation dem Leben außerhalb des Wassers angepasst, wie schon aus deren Gliedmaßenbau hervorgeht, und der dauernde Aufenthalt der Perennibranchiaten im Wasser ist nur eine fortgesetzte Larvenexistenz (Boas). Bei den *Dipnoern* aber besteht für die Lungen kein ganz primitiver Zustand mehr, denn es sind wenigstens dem Volum nach bereits ausgebildete Organe, die jenen wie den Amphibien bereits nahe stehen. Niedere, das Organ in seinen ersten Anfängen zeigende Zustände sind für die Lungen nicht bekannt. Dagegen findet sich bereits bei den *Ganoiden* ein atmosphärische Luft aufnehmendes Organ, welches auch sonst noch manche Ähnlichkeit mit einer Lunge darbietet. Da es noch keine durch den Gefäßapparat ausgesprochene respiratorische Function leistet, sondern wohl als hydrostatischer Apparat fungirt, wird es als Schwimmblase bezeichnet. Dass solche Gebilde die Vorläufer der Lungen waren, ist eine zwar nahe liegende Annahme, allein es ist nicht sicher erweisbar, zumal auch die Schwimmblasen uns nicht mehr in niederen Formen bekannt sind. Wenn wir es also auch fraglich lassen, ob Schwimmblasen zu Lungen sich umwandelten, indem ihr Gefäßapparat ein anderer ward, so darf doch für beide in phylogenetischer Hinsicht eine nahe Verwandtschaft behauptet werden als Organe, die bei den *Gnathostomen* aus der *hinteren Region der Kopfdarmhöhle* ventral entstanden und in der Aufnahme von atmosphärischer Luft eine gemeinsame Eigenschaft beibehielten, wie mannigfach auch ihre Erscheinung uns entgegentritt. Wir knüpfen daher an die Betrachtung der Schwimmblasen jene der Lungen.

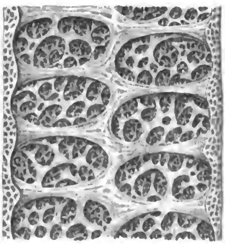
Die Umwandlung von Schwimmblasen in Lungen würde nicht nur mit Veränderungen des peripherischen Gefäßsystems, sondern auch mit solchen am Herzen verknüpft sein müssen, deren Vollzug auch bei den Dipnoern nicht mehr in einem bloßen Anfangsstadium gegeben ist. Die Lunge dieser Fische, oder wenn man sagen will, die Schwimmblase derselben, ist in manchen Fällen bereits ein vollständiges Athmungsorgan, obwohl nicht immer als solches fungirend. Wenn aber die Lunge vorher schon als Schwimmblase *ausgebildet* existirt hat, so kann ihre Umwandlung in einen respiratorischen Apparat doch wohl nur allmählich sich vollzogen haben, und für einen solchen Vorgang fehlt es an thatsächlichen Belegen. Desshalb möchte die Annahme berechtigt sein, dass Lungen und Schwimmblasen zwar eine gemeinsame Entstehung aus Ausbuchtungen des Kopfdarmes besaßen, dass aber die Wege beider sich sehr frühzeitig von einander trennten, und der eine zur Bildung der *Schwimmblase*, der andere zur Entstehung der Lunge *geführt* hat.

Von der Schwimmblase.

Während bei den *Cyclostomen* noch keine Spur einer auf eine Schwimmblase beziehbaren Bildung vorhanden ist, begegnen wir bei Selachiern (Galeus) einem wohl hierher beziehbaren Gebilde in Gestalt einer Tasche, welche dorsal in den Ösophagus mündet. Da das Organ nur bei jungen Thieren vorhanden, bei älteren verschwunden ist, wird es als rudimentäres Organ zu deuten sein, wobei nur fraglich bleibt, wie der ausgebildete Zustand sich verhielt und ob es je einen solchen besessen hatte.

In voller Ausbildung tritt uns die Schwimmblase bei den Ganoiden entgegen, bemerkenswerth durch die bedeutende Verschiedenheit, welche sowohl in der äußeren und inneren Gestaltung des Organs, als auch in der Örtlichkeit seiner Verbindung mit dem Darmtractus besteht. Bei *Lepidosteus* mündet die Blase dorsal dicht hinter dem oberen Schlundknochen mit einer engen Spalte aus und erstreckt sich längs der Wirbelsäule durch die Leibeshöhle, wobei sie zugleich dem langgestreckten Magen eng verbunden ist. Den Zugang bildet ein an der Mündung beginnender engerer Raum, der beim Übergang in die Blase in seiner Wandung Complicationen bietet, die ihn einer »Stimmlade« vergleichen ließen (VAN DER HOEVEN). Nicht geringe Sonderungen treten auch an der Blase auf. Durch einen an der Innenfläche ihrer vorderen wie ihrer hinteren Wand vorspringenden Längsstrang wird sie in zwei mit einander communicirende Hälften geschieden, und durch zahlreiche von diesen Strängen rechtwinkelig entsendete Faserzüge wird jede Hälfte in *Fächer* getheilt, welche wieder durch ein von den Querzügen ausgehendes Balkenwerk in kleinere Räume oder Athembläschen

Fig. 180.



Horizontaler Längsschnitt durch die Schwimmblase von Lepidosteus.

verschiedener Ordnung zerlegt werden (vergl. Fig. 180). Die gesammte in der ganzen Ausdehnung der Blase bestehende Einrichtung ergiebt eine beträchtliche Vergrößerung der Oberfläche.

Sehr verschieden hiervon verhält sich *Polypterus*. Die bei Lepidosteus nur in zwei kurzen Vorsprüngen ausgesprochene, sonst nur durch die beiden Längsbänder angedeutete Duplicität des Organs ist hier vollständig ausgebildet (Fig. 181). Es bestehen zwei an der Mündung (*b*) verbundene Säcke, deren jeder sich noch etwas über die Mündungsstelle hinaus erstreckt. Jeder Sack erweitert sich nach hinten zu nur mäßig, aber der linke endet schon auf der Hälfte des Weges, welchen der rechte bis zum Ende der Leibeshöhle zurücklegt. Jeder Sack wird von einem langen Aste des N. vagus begleitet.

Fig. 181.



Schwimmblase von Polypterus. *b* Mündung. (Nach J. Müller.)

Wieder im Gegensatze zu Lepidosteus steht die glatte Beschaffenheit der Innenfläche beider Säcke, und noch größere Verschiedenheit bietet sich in der Mündung dar, welche *ventral* sich findet, unmittelbar hinter dem Kiemenbogen in Form einer Längsspalte zwischen Falten der Schleimhaut. Sie führt unmittelbar in den beiden Säcken gemeinsamen kurzen Raum.

Mit jener von Lepidosteus theilt die einheitliche, aber vorn wieder in zwei Hörner ausgezogene Schwimmblase von *Amia* die Lage sowie den Besitz eines Fächerwerks in ihren beiden Hälften. Auch sie mündet dorsal, mittels eines kurzen Luftganges in den Anfang des Ösophagus aus.

Bei den *Stören* ist die dorsale Lage und der enge Anschluss der Schwimmblase an die Wand der Leibeshöhle ein mit Lepidosteus und Amia getheilter Charakter, allein die Blase ist mit glatter Innenwand versehen und entsendet von der Mitte ihrer Länge einen starken Luftgang zum Ende des Ösophagus. Auch in der Structur ihrer Wandung bestehen manche von den anderen Ganoiden abweichende Besonderheiten.

Wir sehen also in einer aus der paläontologisch sehr großen und weit verzweigten Abtheilung der Ganoiden lebend übrig gebliebenen kleinen Gruppe eine Reihe recht *beträchtlicher Verschiedenheiten* des Verhaltens der Schwimmblase, und dürfen diese wohl gleichfalls als Reste einer ursprünglich noch bedeutenderen Divergenz des Organs beurtheilen. Diese verschiedenen Zustände alle von einander oder von einem gemeinsamen Ausgangspunkt abzuleiten, gelingt nicht ohne schwer begründbare Voraussetzungen. Die ventrale Mündung bei Polypterus ist nicht mit der dorsalen Mündung bei den Übrigen zu verknüpfen, wenn auch, wie wir bei den Lungen der Dipnoer sehen werden, an eine eingetretene Lageveränderung der Mündung gedacht werden kann. Die Berücksichtigung des Gefäßapparates setzt dieser Vorstellung bald eine Schranke. Daher wird für diese beiden verschiedenen Typen der Schwimmblase für jetzt auch eine diphyletische Abstammung anzunehmen sein, bis neue, einer doch wahrscheinlich den gemeinsamen Anfang bildenden monophyletischen günstigere Thatsachen erkannt sein werden.

Die bei *Selachiern* vergängliche Bildung der in den Ösophagus mündenden, d. h. von da aus entstandenen Tasche weist auf eine bedeutendere Verbreitung des Organs hin, denn wenn es einen einmal ausgebildeteren Anhang des Ösophagus vorstellte, so ist für diesen doch nicht eine Beschränkung auf eine oder einige Formen anzunehmen. Die Erwägung der bereits am Vorderdarm befindlichen Mündung, während jene der Schwimmblase bei Lepidosteus und Polypterus noch dem Kopfdarm angehört, giebt gleichfalls schon veränderte Verhältnisse kund, eine Wanderung nach hinten zu, wie sie bei den Stören ja gleichfalls vorliegt. Diesen Umstand mit in Rechnung gebracht, würde ein die Schwimmblase vorstellendes Organ mit der Entstehung des Gnathostomentypus in die Erscheinung getreten sein. Wenn wir hier von Veränderungen sprechen, so müssen wir dabei deren doch nur sehr *secundäre Natur* im Auge behalten, da Kopfdarm und Vorderdarm keine primitiven Sonderungen bedeuten, nachdem wir wissen, dass der Vorderdarm aus dem Kopfdarm (Kiemendarm) entstand.

Über das Rudiment der Selachier s. MIKLUCHO-MACLEY, Jen. Zeitschr. Bd. III.

Mit jener Annahme tritt die erste Entstehung der Schwimmblase in weitere Entfernung, und es fällt zugleich Licht auf die bedeutende Divergenz des Organs.

Bezüglich der Schwimmblase von *Lepidosteus* s. auch VAN DER HOEVEN, Arch. f. Anat. u. Phys. 1841.

Beachtung verdient die Muskulatur des Organs, die in dem Balkenwerk enthalten ist. Auch bei *Polypterus* ist eine solche aber als continuirlicher Überzug in schrägen, sich zum Theil kreuzenden Zügen vorhanden (J. MÜLLER), nicht minder bei *Amia*. Sie besteht bei allen aus quergestreiften Elementen, wie F. E. SCHULZE aufführt.

Beim *Acipenser* dagegen trifft man glatte Muskulatur als eine zusammenhängende Lage in der äußeren Faserschicht. Die Auskleidung der Schwimmblase von Polypterus und von Acipenser bildet wimpertragendes Cylinderepithel (LEYDIG).

Die Arterien der Schwimmblasen von Lepidosteus, Amia und den Stören werden von der Aorta abgegeben, jene bei Polypterus stammen von der letzten Kiemenvene, so dass also noch hierin die Verschiedenheit in der Mündung der Schwimmblasen resp. in deren Entstehungsart Ausdruck erhält. Die Venen gehen in Körpervenen über.

§ 321.

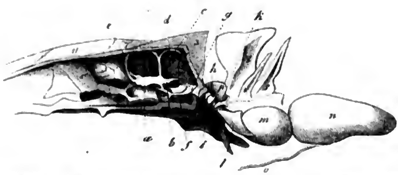
Von den bei den Ganoiden angetroffenen, durch die Verbindung mit dem Darm charakterisirten beiden Typen begegnen wir nur dem einen bei den Teleostei, jenen mit dorsaler Ausmündung. So weit die Entwicklung bekannt, geht auch die Anlage der Schwimmblase dorsal vom Darme hervor. Ob das primitiv ist, bleibt vorerst ungewiss, wenn auch alles vom Darme aus Entstehende nicht dorsalen Ausgang nimmt. Die *dorsale Mündung* kann auch Erwerb sein, *bedingt von der Lage der Blase*, welche im Rumpfcölom dorsal liegen *muss*, wie dies dem mit Luft gefüllten, somit leichteren Organe gegen das umgebende Wasser zukommt. Die dorsale Genese des Rudimentes der Haie bildet keinen Einwand, da wir das Organ hier nicht vorgebildet kennen, und nichts Anderes als ein Rudiment vorliegt. Aus dem Verbindungsstücke mit dem Darme entsteht, wie schon bei den meisten Ganoiden, ein Luftgang (*Ductus pneumaticus*), welcher bei einem Theile der Teleostei dauernd besteht (Physostomen), bei einem anderen schon frühzeitig wieder verschwindet (Physoclysten). Endlich sehen wir bei manchen gar keine Schwimmblasen zur Ausbildung gelangen, und da dieses oft in Familien oder Gattungen stattfindet, von denen einzelne Mitglieder sie besitzen,

so ergiebt sich der Verlust als ein erworbener Zustand. Bestehen somit schon in diesen allgemeinsten Verhältnissen beträchtliche Verschiedenheiten, so giebt sich auch im Besonderen eine bedeutende Divergenz der Schwimmblase kund, und zwar in allen an dem Organe in Betracht kommenden Beziehungen.

Durch die Art der Entstehung ist der Schwimmblase eine dorsale Lage allgemein gesichert. Sie nimmt einen Theil des Rumpfcöloms ein, meist nur an ihrer ventralen Fläche vom Peritoneum überkleidet. Sie liegt dabei unterhalb der Niere oder unter der Wirbelsäule, manchmal ziemlich frei, manchmal den Wirbeln dicht angeschlossen. In ihrer Ausdehnung in den Einzelbefunden sehr wechselvoll, beschränkt sie sich bald auf ein geringeres Volum, bald erstreckt sie sich durch die ganze Leibeshöhle oder sogar über dieselbe hinaus. Während das hintere Ende auf verschiedene Art in die Schwanzregion sich verlängern kann, ist das vordere Ende in die Nachbarschaft des Kopfes gelangt und kann hier jederseits durch eine Verlängerung mit Theilen des Craniums in Zusammenhang treten. Von solchen Zuständen sind besonders Verbindungen mit den Gehörorganen durch den sogenannten *Weber'schen Apparat* bemerkenswerth (Bd. I, S. 884).

Diese neue Beziehung der Schwimmblase erscheint aus alten Lagebeziehungen gewonnen, die das Organ in der Nachbarschaft des Kopfes zeigen, oder doch in der Nähe des vordersten Theiles der Wirbelsäule, von welcher ja gleichfalls Bestandtheile in Fortsatzbildungen dahin abgegeben werden. Wie die Schwimmblase durch diese Beziehungen verändert wird, ist noch unbekannt, denn wir kennen zwar ziemlich genau die Verbindungen jener Skelettheile mit der Blase, aber Alles, was etwa daraus für die Blase selbst erfolgt ist, blieb uns unbekannt, so dass von einem Einflusse auf structurelle Veränderungen des Organs noch nicht die Rede sein kann.

Fig. 182.

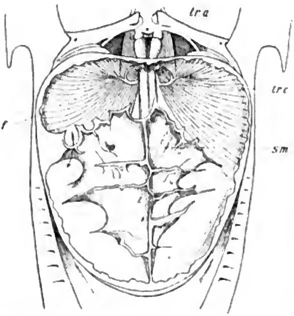


Cranium mit dem Gehörapparat von *Cyprinus carpio*. *a* Vestibulum membranaceum. *b* Ampulle des hinteren und äußeren halbkreisförmigen Canals. *c* vereinigter vorderer und hinterer Canal. *d* hinterer, *e* vorderer, *f* Canalis sinus imparis. *g* Sinus auditorius membranaceus impar. *h* Claustrum. *i*, *k*, *l* Kette der Verbindungsknöchelchen. *m*, *n* Schwimmblase. *o* Luftgang. *p*, *q*, *r*, *s* Dornfortsätze der ersten Wirbel. Die Zahlen bezeichnen die einzelnen Schädelknochen. *1* Occipitale basilare, *2* laterale. *3*, *4* Occipitale superius. *6* Prooticum. 7 Scheitelbein. *10* Alisphenoid. *11* Frontale. (Nach E. H. Weber.)

Wichtig ist, dass innerhalb der mit jenen Verbindungen ausgestatteten Abtheilung der Physostomen der Schwimmblase nicht bloß bedeutende äußere Differenzen zukommen, sondern auch solche der inneren Structur, wie z. B. Theilungen des Binnenraums in sehr mannigfaltiger Weise, wie dieses z. B. von Bridge und Haddon in ausgezeichneter Weise von Siluroiden (Bagroiden) kundgegeben worden ist. Für das Innere einer solchen Schwimmblase mag umstehende Fig. 183

dienen. Die Vergleichung der großen und auch tiefgehenden Verschiedenheit in den Schwimmblasen sowie in dem Verhalten des Weber'schen Apparates fördert das Verständnis des Werthes der dabei wirksamen Processe, auch bezüglich der Zeiträume, welche dabei nothwendige Voraussetzungen sind. Verwandtes tritt dadurch in das richtige Maß der Entfernung und überwindet damit die Vorstellungen, welche, aus der Ontogenese entsprungen, auch der Phylogenese meist unterlegt zu werden pflegen.

Fig. 183.



Schwimmblase eines Bagroiden (Macrones aor.) von vorn. *sm* medianes Septum der Schwimmblase. *f* Muskelinsertionen. *tr.a*, *tr.c* Theile des Weber'schen Apparates, mit welchem die Muskeln verbunden sind. (Nach Bridge und Haddon.)

Dass auch die geschlossenen Schwimmblasen auf die gleiche Weise mit einem Luftgange versehen sind, hat v. Born bei Perca ermittelt (Arch. f. Naturgesch. 1837). Von demselben stammen auch die ersten Angaben über die Entwicklung bei Cyprinoiden (Entwicklungsgeschichte der Fische, 1835). Eine Wiederholung dieser Untersuchungen ist, bei der Angabe eines getrennten Ursprungs der beiden Abschnitte jener Blase, sehr wünschenswerth. Von Coregonus gab C. Vogt die Entwicklung an (Embryologie des Salmones, Neuchatel 1842). Von Salmo trutta Corning (Morph. Jahrb. Bd. XIV).

F. W. Bridge and A. C. Haddon, The Air-Bladder and Weberian Ossicles in the Siluroid Fishes. Royal Soc. London 1892.

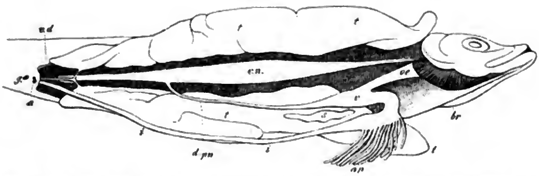
Die mit einem Luftgange versehenen Schwimmblasen bieten die Verbindung derselben mit dem Darm zwar im Allgemeinen am Ösophagus, aber hier liegt die Mündung keineswegs immer an der gleichen Stelle, so dass wir eine Wanderung derselben annehmen müssen. Eine solche ergiebt sich auch aus der Vergleichung mit Ganoiden (Lepidosteus), bei welchen jene Mündung noch im Bereiche des Kopfdarmes sich fand. Dieser Lagewechsel kann sogar zu asymmetrischem Verhalten der Mündung führen, wie bei einigen Arten von Erythrinus, wo der Luftgang zur linken Seite des Schlundes sich befindet. Am weitesten caudalwärts ist die Mündung bei manchen Clupeiden verlegt, wo sie in dem Blindsack des Magens sich öffnet (Clupea [Fig. 184 *dpn*], Alosa, Butirinus). Es kann somit der größte Theil des Vorderdarmes Beziehungen zur Schwimmblase besitzen (nur die Pars pylorica des Magens ist ausgeschlossen), was wieder mit der Genese des Vorderdarmes als einer Sonderung aus der Kopfdarmhöhle in Zusammenhang steht (vergl. oben).

Auch die Weite des Ductus pneumaticus zeigt Verschiedenheiten, nicht minder die Länge und die Abgangsstelle von der Schwimmblase. Weit ist er bei

Erythrinus, auch bei manchen Salmoniden, lang und etwas gewunden bei manchen Aalen (Muraenophis helena, Ophisurus serpens), auch beim Welse. Bald entspringt er vom vorderen Theile der Blase (Esox), bald weiter nach hinten zu (Silurus glanis), bald in der Mitte der Länge der Blase (Clupea, Anguilla) oder hinter der Mitte.

Nicht minder bietet die äußere Gestalt der Blase zahlreiche Verschiedenheiten dar, von denen wir die Theilung der Blase in hinter einander gelegene Ab-

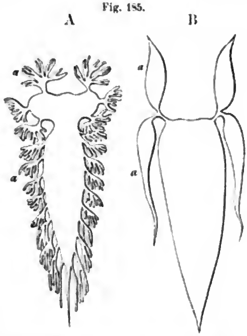
Fig. 184.



Eingeweide von Clupea harengus. *oe* Speiseröhre. *v* Magen. *i* Mitteldarm. *ap* Pförtneranhänge. *a* After *br* Kiemen. *t* Hoden. *v.d* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *v.n* Schwimmblase, deren vorderes Ende zum Hörorgan tritt. *d pn* Ductus pneumaticus. *s* Milz.

schnitte hervorheben. Solche mit einander communicirende Abschnitte bestehen zwei (Cyprinoiden [Fig. 182 *m.n*], Characinen, Gymnotinen) oder drei (Bagrus). Im ersten Falle entsendet das Vorderende der hinteren Blase den Luftgang. Im Verhalten des Binnenraumes sind Theilungen in einzelne, meist symmetrisch angeordnete, hinter einander gelegene Kammern beachtenswerth, wie sie manchen Siluroiden zukommen (Bagrus, Arius, Platystoma). Es wiederholt sich dabei die schon bei Ganoiden betrachtete Vergrößerung der Innenfläche, was zu einem wabigen Bau führen kann (vorderer Theil der hinteren Schwimmblase von Erythrinus, Chirocentrus dorab).

Fig. 185.



Verschiedene Formen von Schwimmblasen. *A* von Johnius lobatus, *B* von Corvina trispinosa. *a* Anhänge der Schwimmblase. (Nach Cuvier und Valenciennes.)

Nicht mindere Mannigfaltigkeit herrscht bei den Physoclysten, zu denen die Acanthostoma, Pharyngognathen, Anacanthinen und Lophobranchier gehören. Zum Theil wiederholen sich hier Formzustände der Blase der Physostomen. So kommt eine Scheidung in zwei hinter einander liegende Abschnitte vor (manche Percoiden), oder die vordere Hälfte ist getheilt, oder die hinteren zelligen Bildungen der Blasenwand fehlen gleichfalls nicht (Hemirhamphus). Am eigenthümlichsten

sind Fortsätze des Seitenrandes der Blase, wie sie ähnlich unter den Physostomen bei manchen Siluroiden vorkommen. In einem vorn nnd seitlich die Blase nmgebenden Saume verzweigen sich feine Luftgefäße (Platystoma), oder es findet sich ebenda ein Kranz kleiner, lufterfüllter Blinddärmchen (Pimelodus). Solche wiederum eine Vergrößerung der Innenfläche darstellende Einrichtungen sind bei den Physoclysten nnter den Scincoiden und Polynemiden verbreitet, und zwar mit einer großen Mannigfaltigkeit in der einzelnen Einrichtung. Fig. 185 bietet einige Beispiele. In anderer Art sind größere Aussacknngen der Schwimmblase, die nach vorn oder nach hinten gerichtet ist. Hörner erscheinen, die aber seitlich verbundene Haustra vorstellen, wofür manche Gadnsarten Beispiele bieten.

Durch alle diese Znstände gestaltet sich die Schwimmblase der Physoclysten zu einem noch größeren Formenreichthnm, als er bei den Physostomen besteht, nnd diese Erscheinung ist adäquat der bedeutenderen Divergenz der Gesammtorganisation der die Physoclysten umfassenden Abtheilungen.

Durch ihre der Wirbelsäule benachbarte Lage ruft die Schwimmblase an ersterer mancherlei Modificationen hervor, und im Gefolge des Auswachsens der Blase sowohl nach vorn als auch nach hinten begegnen wir bei den Teleostei vielerlei Umgestaltungen der Wirbel nnd ihrer Fortsätze, wie auch der Rippen. Die Schwimmblase wird also *wirksam in ihrer Umgebung*, nnd daraus entstehen manche nene, theils auf die Schwimmblase selbst sich beziehende Einrichtungen, theils solche, die für andere Organe als Hilfsapparate sich darstellen.

Von diesen Beziehungen erscheint die schon oben (S. 259) bereits angedeutete zum Hörapparat schon durch die größere Verbreitung bei mehreren Abtheilungen der Physostomen als die wichtigste. Das vordere zugespitzte Ende der Schwimmblase tritt bei manchen *Clupeiden* (Clupea, Alosa, Engraulis) in einen Canal der Basis cranii und theilt sich daselbst in zwei schlanke Schenkel, deren jeder nach einer Gabelung und einer kugelförmigen Erweiterung endet, die je in einer Ausbuchtung des knöchernen Craniums liegt. Sie kommt hier mit einem Theile des Labyrinthes in unmittelbaren Contact. Bei *Characinen* setzt sich die Schwimmblase in ähnlicher Weise an die Basis cranii fort, aber der Fortsatz ist nur an seinem Beginne mit einer mit der Schwimmblase communicirenden Höhlung versehen und endet als ein Ligament. So ist die directe Verbindung des Labyrinthes mit der Schwimmblase aufgelöst, aber das Verhalten deutet auf ein ursprüngliches Vorhandensein jener Einrichtung, deren Fortdauer durch die Ausbildung eines indirecten Zusammenhanges, dem wohl ein höherer functioneller Werth zukommt, verloren ging (SAGEMEHL). Diese nene Einrichtung, bei Characinen und Cyprinoiden, auch bei Siluroiden und bei den Gymnotinen entfaltet, besteht in dem *Weber'schen Apparat*. An diesem beim Gehörorgane dargestellten Apparate finden sich Skeletgebilde betheiligt, deren Übergang in die Dienste des Gehörorgans somit secundärer Natur ist.

Aus diesen die Wirbelsäule in Betheiligung bringenden Beziehungen geht bei manchen Gliedern der mit dem WEBER'schen Apparat versehenen Physostomen eine Umwachsung der Schwimmblase durch vordere Wirbel hervor. So zeigt sich die vordere Abtheilung der Schwimmblase einiger Cyprinoiden (z. B. Cobitis) von einer Knochenkapsel umschlossen, und bei manchen Siluroiden findet die Umschließung der ganzen Blase oder eines Theiles derselben statt (Clarias, Heterobranchus, Saccobranchus und Ageniosus). Die Umschließung ist jedoch seitlich nicht vollständig, und in der

Mitte ist die Kapsel durch eine knöcherne Scheidewand getheilt. Nach hinten treten bei Ageniosus (A. militaris) die zwei Fortsätze der Schwimmblase aus der Kapsel heraus, und ganz frei ist ein beträchtlicher, der hintere, Theil der Schwimmblase bei Schistura (JOH. MÜLLER).

In anderer Art äußert sich eine Verbindung der Schwimmblase mit dem Ohrlabyrinth bei manchen anderen Fischen. Bei einigen Percoiden (Myripristis, Halacantrum, Triacanthus) und Sparoiden (Sparus, Salpa, Sargus) gelangt die in zwei vordere Hörner verlaufende Schwimmblase mit diesen aus der Rumpfhöhle in die Occipitalregion, wo sie an membranös geschlossene Öffnungen, gegen welche von innen her das Vestibulum labyrinthi reicht, sich anlegen.

Bei dem Auswachsen der Schwimmblase nach hinten theilt sich dieselbe bei vielen Acanthopteren beim Zusammentreffen mit dem unteren Darme der Schwanzwirbelsäule in zwei Hörner, welche ventral unter der Muskulatur sich nach hinten erstrecken. Während hier die Schwimmblase an das Skelet sich anpasst, findet anderwärts das Umgekehrte statt. So bildet bei manchen der erste Flossenstrahlträger der Afterflosse eine das Ende der Schwimmblase aufnehmende Höhlung (Pagellus), oder der Canal, den die Basen des sogenannten unteren Bogens der Wirbelsäule umfassen, erweitert sich bedeutend zur Aufnahme des Schwimmblasenendes (Exocoetus-Arten). Endlich bilden noch hinter dem Rumpftheile des Körpers erhaltene Rippen einen das Schwimmblasenende aufnehmenden Raum (Arten von Mormyrus und Butirinus).

Eigenthümliche Apparate besitzt die Schwimmblase von Arten der Gattung *Ophidium*, wobei gleichfalls die Wirbelsäule betheiligt ist. Bei O. barbatum trägt der erste Wirbel zwei nach unten gerichtete Knochenstücke, welche durch Muskeln vorwärts bewegt werden können. Von den Enden dieser Knochen ist ein sehniger Faden querüber zu einem größeren halbmondförmigen Knochen gespannt, der in das vordere Ende der Schwimmblase wie ein Stopfen einragt und zwischen zwei starken Fortsätzen des vierten Wirbels liegt. Durch eigene Muskeln wird der Knochen von der Schwimmblase entfernt. Andere Arten besitzen wieder sehr eigenthümliche Modificationen dieser eine Erweiterung und Verlängerung des vorderen Theiles der Schwimmblase erzielenden Einrichtung (JOH. MÜLLER).

Über die Schwimmblase s. Beschreibungen bei G. FISCHER, Versuch über die Schwimmblase. Leipzig 1795. DE LA ROCHE in Annales du Museum d'hist. nat. 1809. RATHKE, Neueste Schriften der naturf. Ges. zu Danzig. I. Halle 1825. Derselbe, Arch. f. Anat. u. Phys. 1838. JACOBI. Diss. de ves. aërea pisc. Berol. 1840. Zahlreiche Bemerkungen bei CUVIER u. VALENCIENNES, sowie bei J. MÜLLER, Myxinoiden. Schluss, ferner: Der Bau und Grenzen der Ganoiden. Arch. f. Anat. u. Phys. 1841—42.

§ 322.

Obwohl die Schwimmblase der Fische als ein vom Darme gesondertes Organ die Grundzüge der Structur mit jenem theilt, nimmt sie doch durch manche Verhältnisse der *Structur* eine besondere Stellung ein und hat sich darin weiter als manche andere Aussackungen der Darmwand von den Befunden der letzteren entfernt. Es ist bemerkenswerth, dass die durch die Lage ihrer Mündung im Bereiche des Kopfdarmes primitiveren Zustände der Schwimmblasen bei Knochenganoiden, ungeachtet aller sonstigen Complicationen, wie sie z. B. bei Lepidosteus und Amia in der alveolären Structur bestehen, doch im Ganzen einen viel einfacheren Aufbau ihrer Wandungen besitzen, als die scheinbar einfachere, weil mit glatter

Innenfläche versehene Schwimmblase der Sturionen und noch mehr jene der meisten Teleostei.

Die Wand der Schwimmblase bietet bei ihrer verschiedenen, selbst nach den Regionen des Organs oft wechselnden Mächtigkeit auch viele Besonderheiten ihrer Zusammensetzung dar. Eine äußere Faserschicht — abgesehen von der Peritonealbekleidung — hat in der Regel den bedeutendsten Antheil an der Dicke der Wand und zeigt ein von anderem Bindegewebe etwas verschiedenes Gefüge. So findet sich bei Acipenser in dem spärlichen Bindegewebe eine den größten Theil dieser Schicht darstellende Masse spindelförmiger Fasern, die wieder in kleinere Bestandtheile ähnlicher Form zerlegt werden können. Bei vielen Teleostei sind elastische Bestandtheile in großer Verbreitung. Sie bilden größere Lamellen oder kleine Plättchen oder auch gefensterte Membranen. Die vordere Schwimmblase der Cyprinoiden ist durch solche Structuren ausgezeichnet.

In verschiedener Art verhält sich auch die **Muskulatur**, die nur bei den Knochenganoiden eine allgemeine Umhüllung aus *quergestreiften* Fasern vorstellt. Eine Schicht *glatter Muskelzellen* ist in der äußeren Faserschicht beim Stör verbreitet. Manche Teleostei zeigen eine solche continuirliche Muskellage aus glatten Elementen, nach innen von der äußeren Faserschicht (Esox, Gadus, Perca). Bei Salmo sind an dieser Schicht zwei dünne Lagen unterschieden, die Muskulatur stimmt in ihrer Anordnung sehr mit jener des Darmes. Mehr von diesem primitiveren Zustande haben sich andere entfernt. Bei den Cyprinoiden besitzt die innere Schicht der vordern Blase nur ventral einen medianen Längsstreifen glatter Fasern. Dieser verbreitert sich nach hinten zur Umfassung der Verbindungsstelle mit der hinteren Blase. An dieser kommen nur in der äußeren Schicht quere, in Längsbänder geordnete Züge vor. Andere Teleostei besitzen an der Oberfläche der Schwimmblase scharf abgegrenzte Stellen mit quergestreiftem Muskelfaserbelag (Trigla, Dactyloptera, Zeus). Ein ventraler Streif bleibt davon frei, während sie die ganze dorsale Wand einnehmen und als von der Wirbelsäule her auf die Schwimmblase übergetretene Stammmuskulatur sich darstellen (Leydig).

Nicht minder verschieden stellt sich auch die epitheliale Auskleidung der Schwimmblase dar. Aus dem Zusammenhalten solcher Befunde erhellt leicht die selbständige Richtung der Sonderungsvorgänge, die sich an der Schwimmblase vollzogen, und dieses tritt in dem Maße hervor, als die Blase den Zusammenhang mit ihrer ersten Bildungsstätte aufgegeben hat.

In einer die Schwimmblase vieler Fische auszeichnenden Eigenthümlichkeit ihres Gefäßapparates ist jenes Verhältnis gleichfalls ausgeprägt. Allgemein wird der Schwimmblase arterielles Blut zugeführt, welches aus der Arteria coeliaca oder aus der Aorta, oder auch aus der letzten Kiemenvene stammt. Bei manchen bestehen verschiedene Arteriengebiete, den Vordertheil der Blase versorgt die Art. coeliaca, der hintere erhält direct aus der Aorta Zweige, oder von den Intercostalarterien. Die Venen führen das Blut bald in die Pfortader, bald in die Vertebralvenen zurück. Im einfachsten Verhalten (z. B. bei Salmo fario) erfolgt die feinste Verzweigung dieser Gefäße in gewöhnlicher Art, und beiderlei Gefäße sind durch

Capillaren verbunden. Aber es besteht eine Differenz im Epithel. Am vorderen von der Coeliaca versorgten Blasentheile sind die feinen, unmittelbar unter dem Epithel verlaufenden Gefäße von höherem Epithel überkleidet als am hinteren, von Intercostalarterien versorgten Gebiete.

Aus einer solchen Verschiedenheit entspringen bei anderen Fischen ausgebildete neue Einrichtungen. Die Gefäße bilden unter büschelförmiger Vertheilung *Wundernetze*, welche bei reicher Verbreitung vorkommen und an der Schwimmblasenwand dem bloßen Auge als *rothe Körper* sich darstellen. Diese sind im vorderen Theile der Blase nach ihrer Peripherie zu von einer epithelialen Verdickung umgeben, in welche die Gefäßschlingen eindringen. Blutgefäße vertheilen sich zwischen Epithelzellen, wodurch diesen Gebilden der Name »Blutdrüsen« ward. Im hinteren Theile der Blase befinden sich die Wundernetze unmittelbar unter dem Plattenepithel der Auskleidung. Die Vertheilung der Wundernetze nimmt entweder den ganzen hinteren Abschnitt ein (Esox), oder sie ist auf eine oft scharf abgegrenzte Strecke der dorsalen Wand beschränkt (Perca, Lota), an welcher die fibröse Haut der Schwimmblase fehlt und die Blutgefäße unter das Plattenepithel zu liegen kommen. Diese Wundernetzbildungen unterliegen in der Zahl sowohl wie in der Anordnung vielen Variationen und kommen am verbreitetsten den Physoclysten zu. Die Verbreitung dieser Einrichtung in der Schwimmblase wirft vielleicht einiges Licht auf die Function des Organs, welche immer noch sehr wenig aufgeklärt ist. Gilt die Blase im Ganzen auch als ein hydrostatischer Apparat, und ist es aus der Gefäßvertheilung ersichtlich, dass eine respiratorische Verrichtung ausgeschlossen ist, so ist doch nicht einmal festgestellt, auf welche Art die Luft in die Blase gelangt. Bei den Ganoiden mit weit nach vorn liegender Mündung der Blase ist zwar eine Füllung der Blase mit atmosphärischer Luft sehr wahrscheinlich, und auch für manche Teleostei kann das der Fall sein, allein bei vielen Physostomen ist der Luftgang zu einem rudimentären Organe geworden, und bei bedeutender Enge wird eine Aufnahme von atmosphärischer Luft durch ihn schwer verständlich. Bei den Physoclysten kann nicht mehr daran gedacht werden. Daraus gewinnt die Annahme ihre Begründung, dass die Luft in der Schwimmblase wohl aller Teleostei von den Wandungen des Organs abgesondert werde, wie denn auch die Zusammensetzung dieser Luft von der atmosphärischen sich als verschieden herausgestellt hat. Die die Circulation verlangsamende Einrichtung der *Wundernetze* sowie deren oberflächliche Lage, ihr Eintreten in die modificirten Epithelkörper, welche in den sogenannten Blutdrüsen von Blutgefäßen durchsetzt werden, erscheinen als Vorrichtungen für jene Leistung.

In der schon behandelten feineren Structur der Schwimmblase gehen die mit der Darmwand übereinstimmenden Verhältnisse mit der vollständigeren Sonderung des Organs allmählich verloren, und neue, eigenthümliche Gewebsformationen — Varianten des Bindegewebes — gewinnen die Oberhand. Auch eine bedeutende Divergenz in ihrer specielleren Structur ist nicht zu verkennen. Die Muskulatur zeigt sich nicht bloß in verschiedene Regionen vertheilt, sie kommt auch verschiedenen Schichten der Wand zu, findet sich sogar in Epithelschichten. Eigenthümliche Verschiedenheiten

bieten auch die mannigfaltigen *Wundernetze*, schon in ihrer Lage. Bei Cyprinoiden sind sie an der Außenfläche der hinteren Blase verbreitet, nahe an dem Verbindungsgange mit der vorderen Blase, welche derselben entbehrt. Beim Aal liegen die Wundernetze zu beiden Seiten des Ductus pneumaticus, der auf eine längere Strecke durch eine bedeutende Erweiterung ausgezeichnet ist. — Bei Cobitis und Acanthopsis fossilis ossificirt die äußere Faserschicht der Schwimmblase zu einem Maschenwerke, und auch bei Ophidium ist an der Schwimmblase (s. oben) eine Ossification entstanden.

Hinsichtlich der feineren Structur s. außer den schon verzeichneten Schriften JOH. MÜLLER's: J. QUEKETT, Transact. of the mikroscop. Society of London Vol. I. 1844. LEYDIG, Anat.-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. 1883. Bezüglich der Schwimmblase des Stör: LEYDIG, Lehrbuch der Histologie. 1857. Für eine größere Anzahl von Fischen: FR. E. SCHULZE in STRICKER's Handbuch der Gewebelehre. S. 485. Über die Wundernetze: H. K. CORNING, Morph. Jahrb. Bd. XIV. A. COGGI, Mittheil. der Zoolog. Station zu Neapel Bd. VII. Derselbe bezügl. des Hechtes Morph. Jahrb. Bd. XV. Vom Aal: POULY, Beiträge zur Anat. der Schwimmblase. München 1882.

Von den Lungen und ihren Luftwegen.

Niedere Zustände.

Dipnoer.

§ 323.

In der Einrichtung der Schwimmblase bei Ganoiden lag eine Vorbereitung zu den als Lungen sich gestaltenden Organen, wie sie uns nicht bloß durch die Structur und durch die Einmündung in den Darm, sondern auch durch die Art ihres Gefäßbezuges charakterisirt sind. Diese Organe beginnen nicht mit successive aber continuirlich zu den höheren Formen leitenden Zuständen, sondern wir begegnen zuerst noch einigen mehr abseits gelegenen Bildungen, welche nicht ohne Weiteres mit den anderen zu verknüpfen sind. Solches ist der Fall bei den Lungen der Dipnoer, die noch mit den Kiemen sich in das Geschäft der Athmung theilen, vielleicht in mehr vicariirender Weise. Die Stellung der zu den paläontologisch ältesten Vertretern gehörigen Dipnoer lässt bei ihnen nicht bloß einfache Weiterbildung anderer Fische, Entwicklungen sehen, sondern verlangt auch Rücksicht bei der Beurtheilung der Athmungsorgane.

Die Lunge von *Ceratodus* bildet, ähnlich der Schwimmblase von Lepidosteus, einen einheitlichen, dorsal über dem Darme gelagerten Sack, der längs der gesammten Rumpfhöhle sich ausdehnt. Er wird in seitliche Kammern getheilt, die alveoläre Wandungen besitzen. Seine Verbindung mit dem Darm besteht jedoch nicht dorsal, sondern der kurze *Luftgang* ist rechts um den Schlund herum *ventral* gewendet und kommt hier zur rechten Seite von der Mittellinie zur Mündung.

Bei *Protopterus* ist die Lunge in zwei Hälften getheilt, welche dieselbe Lage und Ausdehnung wie die einheitliche Lunge bei Ceratodus besitzen. Aber vorn

vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen, ventral vom Darme gelegenen Abschnitte, und von jeder Lunge geht nach vorn noch ein Blindsack ab.

Aus dem gemeinsamen Abschnitte setzt sich ein Luftgang rechts um den Ösophagus herum zu einer spaltförmigen ventralen Mündung in den Anfang des Vorderdarmes fort, die vollständig median liegt. Die Wand der Lunge bietet nicht mehr die Kammertheilung, wie sie bei Ceratodus bestand, sondern ein mehr unregelmäßig vorspringendes Balkenwerk, welches größere und kleinere alveoläre Räume scheidet. Gegen den medianen Verbindungstheil beider Lungen findet dieses Maschennetz sein Ende, und der gemeinsame Raum besitzt schon die glatten Flächen des Luftganges, der durchaus membranös sich darstellt. Mit Protopterus stimmt auch Lepidosiren überein, doch wird hier die Lage des Luftganges mehr rechts von der Medianlinie angegeben.

Die beiden, durch Ceratodus und Protopterus dargestellten Zustände der Lunge und ihrer Ausführwege sind entschieden als homolog zu beurtheilen. Protopterus stellt nur bezüglich der Lunge einen differenzirteren Zustand vor. Aber es entsteht eine Frage bezüglich des asymmetrischen Verhaltens des Luftganges, in welchem bei beiden kein primitiver Zustand gegeben scheint. Ist der Luftgang ventral entstanden und damit auch die Lunge, so wäre für letztere eine dorsale Umlagerung anzunehmen, gegen welche das Verhalten der Blutgefäße spricht. Befinden sich aber die Lungen in primitiver Lagerung, so muss für den Luftgang eine Wanderung nach der Ventralseite stattgefunden haben, und eine dorsale Mündung wäre dann das Ursprüngliche, so dass ein Anschluss an die Schwimmblase von Lepidosteus dadurch nahegelegt würde.

Diese Beziehung der Lungen der Dipnoer zu Schwimmblasen, wobei nicht nur Lepidosteus, sondern ebenso Amia und auch die dorsal mündenden Schwimmblasen der Teleostei in Betracht kämen, bildet einen Gegensatz zur ventral mündenden Schwimmblase des Polypterus und lässt hierin eine Reihe homologer Bildungen erkennen, welche die respiratorische Function erst allmählich zur Ausbildung gelangen lassen.

Bei Ceratodus besteht noch der Charakter einer Schwimmblase, indem das Organ feine Arterien aus der letzten Kiemenvene empfängt, die während der Dauer der Kiemenfunction arterielles Blut führen. Wird diese Kiemenfunction etwa durch Irrespirabelwerden des Wassers sistirt, so tritt die Lunge in Thätigkeit, indem sie durch Luftaufnahme das ihr jetzt durch dasselbe Gefäß zugeführte *venöse* Blut zum Gasaustausche mit jener Luft gelangen lässt und durch die Lungenvene sauerstoffreicheres Blut dem Herzen zuleitet (s. bei den Kreislauforganen).

Ob man bei der Beurtheilung der Lage der Mündung des Luftganges und den bestehenden Veränderungen in den Blutgefäßen den letzteren eine herrschende Bedeutung zumessen darf, erscheint mir desshalb unsicher, weil der Werth der Anpassung der Gefäßbahnen auch hier nicht außer Acht bleiben darf. Dass die Lungen nicht so entfernt von den Kiemen entstanden, sondern im Anschluss an diese, dürfte aus der Lage des Herzens und der großen Gefäße, sowie aus dem Anschluss nur ventraler Skelettheile an Abkömmlinge des Luftganges hervorgehen.

Höhere Zustände der Luftwege.

§ 324.

Mit den Amphibien erscheint in der Lunge durch deren *stets ventral* am Ende der Kopfdarmhöhle befindliche Ausmündung ein anderer Zustand, für welchen uns in der Schwimmblase von Polypterus ein Vorbild bestand, nachdem wir die ventrale Mündung der Dipnoerlunge als einen secundären Befund beurtheilen mussten. Wie dieser aus einem Verhalten mit dorsaler Mündung hervorging und dadurch an die Schwimmblasenbildung anknüpft, so stellt sich dieser sowohl der Schwimmblase von Polypterus als auch dem Apparat der Lunge bei den Amphibien gegenüber, und man möchte demnach für diese beiderlei Formen differente Ausgangspunkte wahrnehmen und ihre Homologie in Abrede stellen. Wir werden in dieser Vorstellung unterstützt durch die Erwägung, dass manche andere Organe durch die gleichartige Verrichtung eine so große Übereinstimmung des Baues empfangen, dass wir sie für homolog erachten möchten, wie z. B. die sogenannten inneren Kiemen der Anuren und die Kiemen der Fische, welche beide doch bis auf den Gefäßapparat heterologe Bildungen sind. Noch mehr zwingt uns zu jener Auffassung die Unmöglichkeit, an der Hand der uns gegenwärtig bekannten Thatsachen die bei den Amphibien beginnende Mündung der Lungen von jener der Dipnoer abzuleiten. Auch die erste Anlage der Lungen der Amphibien entbehrt jeder vermittelnden Instanz. So lassen wir denn vorläufig die Phylogenese der Lungen noch als offene Frage bestehen, die auch jene der Schwimmblase des Polypterus in sich begreift, und lassen es für jetzt noch bei dem im vorigen Paragraphen Bemerkten.

Dabei empfiehlt es sich aber doch, einige für jene Beziehungen wichtige Punkte ins Auge zu fassen. Auch bei den Amphibien tritt die Lunge nicht sogleich in ihre volle Function, und bei Perennibranchiaten wie bei den Larvenzuständen ist der Antheil der Lunge an der respiratorischen Function entweder ein höchst geringer, unter gewissen Umständen sogar gleich Null. Bleibt hierbei auch nicht ausgeschlossen, dass es sich nur um ein anticipirtes Erscheinen handelt, wie bei vielen anderen Organen, die früher auftreten, als die Leistung es erfordert, so ist doch immerhin ein in anderer Richtung fungirender Zustand der Lunge als Vorläufer des respiratorischen vorhanden, und darin liegt ein Parallelismus der Lunge mit der Schwimmblase. Auch in der Structur findet sich Bemerkenswerthes. Die Übereinstimmung des Baues der Amphibienlunge mit jener von Protopterus (und auch mit der Schwimmblase von manchen Teleostei) ist nicht bloß eine oberflächliche. Die Ähnlichkeit geht tiefer und gewinnt dadurch mehr Bedeutung, dass sie an in anderen Beziehungen einander fremden Organen sich zeigt, während einander zweifellos homologe Organe, wie die Schwimmblasen der Fische, in der Structur ihrer Wandungen eine viel beträchtlichere Divergenz offenbaren.

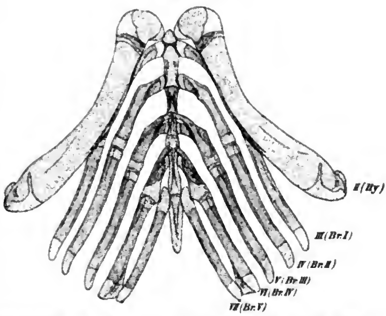
Daher ist der Versuch gerechtfertigt, die Phylogenese der Lungen der Amphibien (und der Schwimmblase des Polypterus) von den Zuständen der Schwimmblase mit dorsaler Mündung abzuleiten. Boas nimmt zu diesem Zwecke an, dass ein Befund, wie er bei Lepidosteus besteht, den Ausgangspunkt bildete. Ein solches Organ habe sich der Länge nach in zwei getheilt, und auch die Mündung sei in zwei übergegangen. Beide von einander unabhängige Hälften wanderten dann jede nach ihrer

Seite, mündeten erst seitlich aus, dann ventral, um endlich ventral in der Mittellinie wieder zu verschmelzen (Morph. Jahrb. Bd. VIII). Da wir zwar ein Wandern der Mündung des Luftganges, aber keine Theilung desselben, auch keine Entstehung der ersten Anlage der Lungen aus zwei getrennten Hälften kennen, bleibt diese Hypothese ohne sichere Begründung.

Die *Amphibien* eröffnen an der Lunge eine Reihe von Sonderungen, welche ebenso dem Ein- und Ausführwege der Luft, dem Luftgange, zukommen. Für die Lungen ist bemerkenswerth, dass sie paarige Organe vorstellen, deren jedes aus einem ursprünglich einheitlichen Sacke besteht. An diesem macht sich sehr frühzeitig eine Vergrößerung der Innenfläche bemerkbar, aber nicht durch Ausstülpung oder Auswachsen von Räumen nach außen hin, sondern durch leistenförmige Vorsprünge nach innen, die sich, gerade so wie in der Lunge der Dipnoer, im Gesammtbilde netzartig darstellen. Von da aus werden wir unter fortschreitender Complication, aber auf der nämlichen Grundlage der *nach innen zu* erfolgenden Oberflächenvergrößerung, den ganzen Aufbau der Lunge erfolgen sehen.

Besondere Verhältnisse ergeben sich am Luftgange. Dieser bietet zwar dieselbe membranöse Grundlage wie bei den Dipnoern, *allein es kommen ihm noch Skelettheile zu*, welche sich in ihrem einfachsten Zustande als ein jederseits in der Wand des Luftganges gelegenes Knorpelstäbchen darstellen. Die Knorpelstäbchen erscheinen als ein Erwerb der ursprünglichen ventralen Ausmündung des Luftganges, wie sich aus dem Fehlen solcher Stützorgane bei den Dipnoern und ebenso bei Lepidosteus ergiebt. Diese exclusive Verknüpfung mit einer bestimmten Örtlichkeit lässt schließen, dass diese Gebilde von vorn herein nicht dem Luftgange als solchem angehören, sondern ihm hier zugekommen sind. Die Lage unmittelbar hinter dem Skeletapparate der Kiemenbogen und die Rückbildung, die der letzte (vierte) Kiemenbogen auch bezüglich seiner Verbindung mit dem übrigen Gerüst bei Amphibien erfuhr, lässt jene beiden Knorpel *als Reste eines fünften Kiemenbogens* deuten. Diese knorpeligen Stützen werden zum Ausgangspunkte bedeutender Sonderungen, welche am Luftgange sich geltend machen und diesen Theil

Fig. 186.

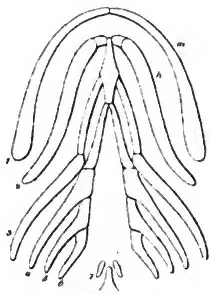


Kiemenskelet von Amia calva, nach Ed. Phelps Allis. Die Bogen sind in ihrer Bedeutung bezeichnet. (Aus Göppert.)

auf immer höhere Stufe heben, so dass er, den *Luftwechsel in der Lunge besser vermittelnd, auch zu der Ausbildung der letzteren wichtige causale Beziehungen gewinnt.*

An den Umstand der ventralen Mündung des Luftganges oder vielmehr der ventralen Genese der Lungen, und an die dadurch gewonnene Beziehung zu dem Rudimente eines fünften Kiemenbogens, der bereits bei den meisten Selachiern die Kieme verloren hat und bei Ganoiden und Knochenfischen rudimentär ist, fügt sich also eine ganze Reihe höchst bedeutungsvoller Differenzirungen des neuen Athmungsapparates. Da von diesem aus mit der Vervollkommnung des physiologischen Vorganges auch die Organe des Kreislaufs und damit fortschreitend der übrige Organismus auf höhere Stufen gelangt, so ist in jener ersten Einrichtung ein überaus wichtiges Moment zu erkennen. *Aus dem Reste eines untergegangenen Kiemenbogens* erstehen nun wirksame Formationen zunächst im Dienste der Respiration. Das an sich unansehnliche Knorpelrudiment (Fig. 187) hat die Verbindung mit den übrigen Kiemenbogen verloren, ist frei geworden und seine ganze Bedeutung liegt vorerst nur in der Örtlichkeit. Seine Vorläufer finden sich im Kiemenskelet der Fische, bei denen der fünfte Kiemenbogen, zwar noch im Zusammenhange mit dem ganzen Apparat, allein in der Regel als ein einziges Stück besteht. (Vergl. Amia Fig. 186 *VII*, und Teleostei Bd. I, Fig. 275 *VI*, Fig. 276 *A*, *B 5*). Diesem Zustande entspricht auch der Verlust des Kiemenbesatzes. Es ist also in dieser *aus einem fünften Kiemenbogen* entstandenen *Cartilago lateralis*, wie sie passend nach Henle genannt wird, nichts Neues gegeben, sondern nur ein Fortschritt des Entwicklungsganges des Kiemenapparates, der noch zu mächtigen Bildungen bestimmt ist. Erst ein Kiemenbogen wie die andern (Notidani), tritt er in einen Reductionszustand (pentanche Haie), der weiter fortschreitet (Teleostei), bis bei Amphibien sogar die Verbindung verloren ist. Dann beginnt durch die Nachbarschaft eine neue Bahn.

Fig. 187.



Unterkiefer und Kiemenskelet (2–6) einer Tritonlarve. 7. Cartilago lateralis.

Der durch den *Besitz eines Skeletes gesicherte* Luftgang stellt sich dadurch selbständiger dar, ist nicht mehr ein bloßes Verbindungsstück der Lungen mit dem Kopfdarm, selbst wenn jene Knorpelstäbchen auch auf den Anfang der Lunge sich erstrecken. Dieser Umstand sowie die aus jenem Luftgange hervorgehenden Differenzirungen lassen fernerhin *Luftwege* und *Lungen* durch die Reihe der höheren Wirbelthiere *zu gesonderter Darstellung* gelangen.

Wenn die Vervollkommnung der luftführenden Athmungsorgane durch die ventrale Lage der Mündung des Luftganges im Bereiche des Kiemenapparates bedingt

erschien, so ist auch verständlich, wie ein dorsal mündender Apparat seine höchste Leistungsfähigkeit für Athmungszwecke bei den Dipnoern erreicht, aber nicht zu höherer Ausbildung gelangen kann. Der die ventrale Lage suchende Luftgang findet hier auch keine Skeletgebilde zu seinen Diensten, da der fünfte knorpelige Kiemenbogen und sogar noch ein sechster in ziemlichem Umfange bestehen. Auch für Polypterus muss der Mangel von Stützorganen am Luftgange, also die trotz der hier ursprünglich ventralen Mündung bestehende Verschiedenheit den Amphibien gegenüber, mit der Persistenz des fünften Kiemenbogens in Zusammenhang gebracht werden.

Die etwa spätere Entstehung jener Stützknorpel des Luftganges der Amphibien ist kein Grund gegen meine Deutung. Wir wissen, dass die Sonderung der knorpeligen Kiemenbogen überhaupt von vorn nach hinten zu statt hat, und da wir jene Knorpel ja nicht mehr als Kiemenbogen antreffen, sondern, wie wir sie kennen, bereits im neuen Dienste stehen sehen, so ist die zeitliche Trennung nur eine Folge dieser neuen Beziehung, wie es auch die räumliche ist. Dabei erwäge man auch, dass bereits der vierte Kiemenbogen der Urodelen des engen Anschlusses an die vorhergehenden entbehrt (Bd. I, S. 439). Ebensowenig kann die bestimmte Gestalt jener Knorpel, die sie bei manchen Amphibien bereits angenommen haben, oder ihre Trennung in zwei Stücke etc. als ein gewichtiger Einwand gelten.

Von den Luftwegen.

Beginnende Sonderung.

§ 325.

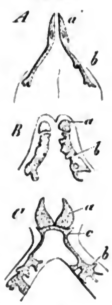
Die Luftwege sind bei den **Amphibien** trotz mancher an ihnen wahrnehmbarer Sonderung doch noch in räumlicher Indifferenz, insofern noch keine discreten Abschnitte aus ihnen hervorgingen. Im Wesentlichen ist es ein auch den Anfangstheil der Lungen an deren Vereinigungsstelle mit in sich begreifender Raum, welcher von außen her durch eine schmale Spalte seinen Zugang hat. Dieser Raum weist schon bei den Urodelen mannigfache Befunde auf, bald ist er von ziemlicher Weite (Proteus, Menobranchus, Siredon), bald bei größerer Enge sehr langgestreckt (Siren, Amphiuma); kürzer wieder und enger ist der Raum bei Salamandrinen.

Durch die *Einbettung knorpeliger Skelettheile* in die Wandung erhält diese eine Stütze, und je nach dem Umfang derselben und ihrer Sonderung entsteht daraus ein complicirteres Gerüst. Den einfachsten Zustand (Proteus) treffen wir jederseits in einem schlanken etwas gekrümmten Knorpelstab (**Cartilago lateralis**, Henle), welcher sich von der Mündung nach hinten, auf den beiden Lungen gemeinsam angehörigen Abschnitt erstreckt (Fig. 188 *A*). Der vordere Abschnitt des Knorpels (*a*) besitzt eine wenig auffällige Durchbrechung. Die beiden Knorpelstäbe verhalten sich nicht ganz symmetrisch in ihren Contouren, besitzen hier und da Unebenheiten, kurze Vorsprünge, auch eine Durchbrechung am vorderen etwas breiteren Theil. Nach hinten zu massiver, im Ganzen kürzer sind sie bei Menobranchus. Außer der Stützbedeutung sind diese Knorpel auch noch durch die Beziehung zu Muskeln wichtig. Indem von der Seite (vom vierten

Kiemenbogen) herkommende Muskeln fächerförmig um sie ausstrahlen, fungiren sie bei der Erweiterung des ganzen Luftweges.

Der vordere Theil jenes einheitlichen Knorpels ist bei Siredon und anderen Salamandrinen discret geworden und dadurch freier beweglich. Da er zur Seite der Luftwegspalte liegt, hat er Verbindungen mit der Muskulatur und diese selbst scheint den Anlass für die Sonderung, d. h. die Ablösung eines Knorpelstückes vom übrigen abzugeben. Wir haben also jetzt jederseits *zwei Knorpel* (Fig. 188*B*, *a*, *b*), davon der eine, vordere, am Eingange in die Luftwege seinen Platz behaltende, den *Arytaenoid- oder Stellknorpel* (*a*) vorstellt. Der zweite, größere, kann durch kurze, quer von ihm abgehende Fortsätze eine sehr unregelmäßige Gestalt empfangen. Die Fortsätze können in anderen Fällen wieder selbständige kleine Stücke vorstellen, so dass man aus der Vergleichung verschiedener solcher Zustände (bei Siredon, Triton, Salamandra atra) die Vorstellung einer allmählichen Auflösung jenes zweiten Stückes empfängt.

Fig. 188.



Knorpel des Kehlkopfs bei Amphibien. *A* von Proteus, *B* von Salamandra, *C* von Rana. *a* Stellknorpel (Cartilago arytaenoides). *b* Stützknorpel, das Skelet des unpaaren und paarigen Abschnittes der Luftwege bildend. *c* Cricoid. (Nach Henle.)

Daran knüpfen sich die durch einen röhrenförmig gestalteten Luftweg ausgezeichneten Formen (Siren, Amphiuma, Menopoma, Cryptobranchus). Der oft sehr bedeutend lange Canal, den man Luftröhre heißen kann, zeigt an seinem Beginn wieder das Arytaenoidknorpelpaar. Jeder dieser Knorpel sitzt einem größeren Stücke auf, welches sich zu einer ringartigen Bildung durch gegen einander gerichtete Fortsätze anschickt. Im ferneren Verlaufe des Luftrohrs setzt sich an der seitlichen Wand ein continuirlicher Knorpelstreif fort (Menopoma), oder es besteht eine Reihe discreter Knorpelstückchen, die hin und wieder *Längsverbindungen* zeigen können (Amphiuma), oder es kommen nur discrete Stückchen in einer *Längsreihe* vor (Siren). *Die Länge des Luftrohrs verbietet, in diesen Gebilden einen primitiven Zustand zu sehen, daher sind auch die vielen Knorpelstückchen nichts Primitives, sie sind die Abkömmlinge des hinteren Theiles der Cartilago lateralis*, der mit der Verlängerung des Luftrohrs gleichfalls sich verlängerte und, wo er nicht seine Continuität behielt, in kleine Knorpelstücke sich auflöste. Menopoma bietet in der Continuität der Cartilago lateralis den primitiveren Zustand, der nur darin, dass die beiderseitigen Knorpel nach der Hinterwand des Rohres sich verbreitern und hier *Querverbindungen* eingehen, eine höhere Stufe andeutet. Bei den anderen Urodelen treffen wir einen gegen den primitiven noch mehr veränderten Befund. Aus Allem gehen Anschlüsse an die höheren Zustände hervor. Das den Arytaenoidknorpel tragende Stück repräsentirt den *Cricoidknorpel*, der es noch nicht zu einem vollständigen Ringe gebracht hat. Da aber Arytaenoid und Cricoid die Grundlagen eines *Kehlkopfes* bilden, könnte schon bei jenen Amphibien von einem solchen die Rede sein. Ebenso erscheint

der folgende, größte Theil des Luftweges als *Luftröhre, Trachea.* Es bestände somit hier mit der Verlängerung der Luftwege eine Sonderung in Kehlkopf und Trachea, welch beide wir jedoch nur als *in der Anlage* vorhanden betrachten wollen. An diese Formen schließen sich auch die Luftwege der *Gymnophionen* an, bei denen jedoch die einzelnen Knorpelstücke der Luftröhre mehr zu Halbringform sich ausgebildet haben.

Eine Vervollkommnung in eigenthümlicher Richtung kommt den Luftwegen der *Anuren* zu (Fig. 188 *C*). Der nur sehr kurze, die Mündungen der Lungen aufnehmende Raum der Luftwege bildet den Kehlkopf oder die Stimmlade, wo es durch Muskulatur zur Erzeugung einer Stimme kommt. Deren spaltförmigen Eingang stützen die beiden stark sagittal verlängerten Stellknorpel, welche eine gewölbte Außenfläche besitzen. Sie sind einem *Cricoidknorpel* (*c*) verbunden, der als einheitlicher Ring, nach hinten in eine Spitze ausgezogen, sich darstellt, aber von seinem seitlichen Rande nach unten und hinten einen Fortsatz entsendet, welcher je den Hals einer Lunge umfasst, um in der ventralen Medianlinie sich mit dem anderseitigen zu verbinden. So geht also auch ein Gerüstwerk von dem Cricoid auf den Lungenhals über, durch welchen Strecken der Luftwegwand ausgedehnt erhalten werden.

Eine Ausbildung des bei den meisten Anuren nur kurzen Lungenhalses zu einem längeren Canale lässt bei den *Aglossa* zwei »*Bronchi*« entstehen, die aus der Stimmlade sich fortsetzen. Der vom Cricoid auf den Lungenhals getretene Knorpelfortsatz hat dadurch eine weitere Sonderung erfahren, dass er entweder in eine dünne nach oben in Fortsätze auslaufende Platte übergeht (Dactylethra), oder in eine größere Anzahl von Halbringen, welche die ventrale Wand jedes Bronchus stützen (Pipa). Die Zahl der Ringe richtet sich nach der Länge des Bronchus, welche beim Männchen bedeutend kürzer als beim Weibchen sind.

Der ganze Apparat sitzt bei den Anuren zwischen den zwei hinteren Fortsätzen (Columellae) des Zungenbeins. Durch an die Arytaenoidknorpel befestigte Membranen wird er zum Stimmorgan. Muskulatur dient theils zum Öffnen, theils zum Verschlusse des Einganges in die Stimmlade.

Die Ableitung der zahlreicheren Knorpelstückchen in der Luftröhrenwand niederer Urodelen, wie Siren, aus einer Sonderung des ursprünglich einheitlichen Stückes ist aus der Vergleichung des indifferentesten Zustandes bei Proteus mit den anderen leicht zu gewinnen. Wollte man die Cartilago lateralis für ein Verschmelzungsproduct einzelner Knorpelstückchen halten (Siren), so würde bei diesem der frühere niedere, bei Proteus der spätere höhere Zustand bestehen, welche Annahme einfach dadurch, dass bei Proteus nur ein Arytaenoidfortsatz, aber noch kein discretes Arytaenoid besteht, widerlegt wird. *Denn das freie Arytaenoid ist der höhere, das noch von der Cartilago lateralis mit umschlossene* ist der niedere Befund!

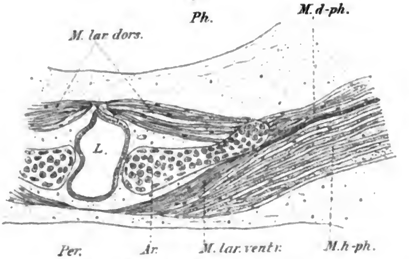
Über Einzelnes s. Henle l. c. Über Pipa s. Breyer, Observ. anat. circa fabricam Rana pipae, Berol. 1811.

Um den bei den *Anuren* im Einzelnen sehr mannigfaltig gestalteten Eingang in die Stimmlade zieht sich eine am vorderen Theile in eine paarige Erhebung fortgesetzte Schleimhautfalte, die auch nach hinten manchmal in eine Vorragung übergeht. Ob man darin den Anfang einer *Epiglottis* sehen darf, scheint mir wenig sicher.

Vergl. HOWES, Proceedings of Zoolog. Soc. for 1887, S. 491. Über die Knorpel s. M. MARTENS, Die Entwicklung der Kehlkopfknorpel bei einheimischen anuren Amphibien. Anatomische Hefte 1897.

Der *Eingang in die Luftwege* ist mit *Muskulatur* ausgestattet, für welche die Muskeln der Kiemen die Quelle sind, wie es sich ja auch beim Skelet der Luftwege um Abkömmlinge von Kiemen gehandelt hat. Zunächst sind es die Levatores branchiarum, die hier in Betracht kommen. Den fünften stellt ein Muskel zur Cartilago lateralis vor, der *Dorsopharyngeus*, welcher zugleich Constrictor pharyngis und Dilatator laryngis ist, indem er zum Theile (ventral) am Kehlkopf vorüberzieht, zum anderen Theile (dorsal) sich mit dem zum Arytaenoid werdenden Abschnitte der Cartilago lateralis verbindet (Fig. 189). Aus dieser primitiven Einrichtung entstehen Sonderungen sowohl für den Ursprung als auch für die Insertionen, die wir hier nicht für die einzelnen Befunde darstellen dürfen. In der Hauptsache gehen zwei Muskeln daraus hervor: ein von der Seite kommender *Dilatator* und ein dem Larynx unmittelbar angeschlossener *Sphincter laryngis*, welch letzterer allmählich in einen einheitlichen Muskel übergeht, indem seine beiden Hälften am Kehlkopf in eine Raphe übergehen.

Fig. 189.



Querschnitt durch den vorderen Theil des Larynx von Proteus anguineus. *L* Larynx. *Ar* beide Spangen des Arytaenoid. *Ph* Pharynx. *M.d-ph* Dorsopharyngeus. *M.h-ph* Hyo-pharyngeus. *Per* Pericardialhöhle. *M.lar.dors.* Laryngeus dorsalis. *M.lar.ventr.* Laryngeus ventralis. (Nach E. GÖPPERT.)

J. G. FISCHER, Anatom. Abhandl. über Perennibranchiaten und Derotremen. 1864. E. GÖPPERT, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXVI. Derselbe, Die Kehlkopfmuskulatur der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XXII.

Vollzug der Sonderung der Luftwege.

Luftröhre und Kehlkopf.

§ 326.

In der Ausbildung des Luftweges besteht bei den Reptilien ein bedeutender Fortschritt; Kehlkopf und Luftröhre erscheinen stets als gesonderte Abschnitte, wenn auch der Übergang des einen zum anderen häufig nicht unvermittelt ist. Der Kehlkopf bildet immer einen in die Kopfdarmhöhle ragenden Vorsprung, der *bei Reptilien dem Zungenbein auflagert*, welches dem entsprechend manche Anpassungen darbietet. Bei manchen Lacertiliern (Monitor), mehr noch bei den Schlangen, ist er weit nach vorn gerückt. Damit treffen wir den Amphibien gegenüber bedeutende Veränderungen in der Lage.

Der *Kehlkopf* wird allgemein durch einen bedeutenden Knorpel von mehr

oder minder vollständiger Ringform gestützt, und dieser als *Cricoid* gedeutete Theil trägt gewöhnlich die freien Arytaenoidknorpel. Für diese besteht bei vielen *Schlangen* insofern ein niederer Zustand, als sie bloße Fortsätze des Cricoidstückes sind (z. B. Psammophis, Hydrophis, Dipsas). Dass dieser Befund ein primärer sei, wird durch den Zustand der Luftröhre wahrscheinlich. Discrete Arytaenoidknorpel besitzen die Peropoden (Fig. 190 *a*) und einige andere. Der Cricoidknorpel erscheint in der Regel noch *wenig selbständig*. Oft ist es nur der sonst gar nicht gesonderte Anfangstheil des Luftröhrenskelets, mit welchem er auch in Längsverbindung (Hydrophis) steht, oder er erscheint als ein Complex von theilweise unter einander verbundenen Ringen. Solche Zustände findet man auch bei vielen Lacertiliern, deren Arytaenoidknorpel sonst in der Regel frei sind. Ein vorderer, auch bei Schlangen vorkommender Fortsatz ragt zuweilen in eine Schleimhautfalte vor (*Processus epiglotticus*).

Fig. 190.



Knorpel der Luftwege v. Python. *a* Arytaenoid. *b* Luftröhre. (Nach HENLE.)

Von relativ bedeutenderem Umfang ist der hinten offene Cricoidknorpel der *Crocodile*, welcher ein besonderes Knorpelstück zum Ringe ergänzt. Er trägt die bogenförmigen Arytaenoidstücke, welche mit ihren vorderen und hinteren Enden auf ihm ruhen. Auch bei den *Schildkröten* sind die Arytaenoidknorpel spangenförmig, aber weniger aufgerichtet als bei Crocodilen. Der Cricoidknorpel erscheint massiver als bisher, aber immer noch mit Andeutungen einzelner Ringe. Ein Procricoid ist gleichfalls vorhanden. Faltenförmige Vorsprünge der den Kehlkopf auskleidenden Schleimhaut, als *Stimmbänder* dienend, sind nur bei wenigen Lacertiliern bekannt, so bei den Ascalaboten, wo solche Falten in der Gegend der Basis der Arytaenoidknorpel in dorso-ventraler Richtung vorkommen. Ähnlich auch bei den Chamaeleonten.

Die *Muskulatur* des Kehlkopfs setzt im Wesentlichen die bei den Amphibien bestehenden Verhältnisse fort. Ein tiefer gelagerter Schließmuskel umzieht die Arytaenoidknorpel. Er wird jederseits von einem Dilatator überlagert, der von hinten nach vorn zum Arytaenoidknorpel, theilweise auch zur Schleimhaut des Kehlkopfeinganges sich begiebt. Diese Muskulatur gewinnt zum Theil Befestigungsstellen am Hyoid und *darin kommt die große Bedeutung der Auflagerung des Kehlkopfes auf jenen Skelettheil zum Ausdruck*, indem dadurch nicht nur eine Vergrößerung der Muskeln, sondern auch eine präcisere Wirkung derselben möglich wird. Bei den Schildkröten ist der Constrictor in bedeutender Ausdehnung am Hyoid befestigt, während bei den Crocodilen der bei den Schildkröten noch vom Cricoid entspringende Dilatator seinen Ursprung auf das Hyoid ausgedehnt hat. Der bei den ersteren noch einheitliche Constrictor ist zugleich bei den Crocodilen in zwei laterale Abschnitte gesondert, die vorn und hinten durch eine Raphe geschieden sind und dabei differente Ursprünge am Cricoid besitzen. Dadurch zerlegt sich jede Hälfte wieder in einzelne Muskeln, die zum Theil der ursprünglichen Constrictorfunction entfremdet sind. Auch der Ursprung vom Hyoid trägt zur Sonderung bei.

Eine Einrichtung besonderer Art besteht bei *Chamaeleo* an der Übergangsstelle des Kehlkopfes in die Trachea in Gestalt einer blasenförmigen Ausstülpung der Wandung der Luftwege am vorderen Umfange der letzten. Die Blase liegt in einem Lymphraum, der sich vorn über das Sternum heraberstreckt. In die Blase führt eine spaltförmige Öffnung, von deren beiden Rändern zwei zungenförmige Fortsätze einragen, die so an einander gepasst sind, dass sie zusammengeschlossen die Communication mit den Luftwegen verschließen, während die Verbindung beim Auseinanderweichen der Fortsätze offen steht. Dieses geschieht, wenn der Kehlkopf nach hinten bewegt wird. Da durch den bei Chamaeleo bestehenden Mechanismus der Zunge während der Nahrungsaufnahme der Eingang in den Kehlkopf geschlossen wird, hat man die Blase als einen Luftbehälter gedeutet, der bei jenem Acte seinen Inhalt bei der Athmung in Verwendung kommen ließe.

G. R. Treviranus, Beobachtungen aus der Zootomie. Bremen 1839. S. 87. Über den Kehlkopf der Reptilien: A. Alessandrini de Testudinis caouanae larynge. Novi comment. Bonon. T. I. 1834. J. Henle op. cit.

So bestehen in der Lunge größere von einander getrennte Abschnitte, Fächer, deren Zahl mit Unrecht auf fünf angegeben wurde, denn es sind deren mehr. Jeder dieser Fächer communicirt mit dem Bronchus resp. mit dessen Fortsetzung. In jedem der Fächer kommen durch Scheidewände Abtheilungen zu Stande, die durch neue Scheidewände in Unterabtheilungen gesondert sind, und durch die Fortsetzung dieses Verhaltens entstehen immer kleinere alveoläre Räume.

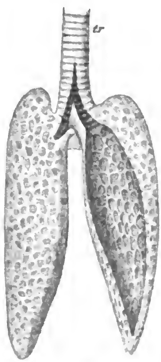
Die Vergleichung der so sehr verschiedenen Zustände der Reptilienlungen zeigt bei fast allen das Gemeinsame, dass in der Fortsetzung des eintretenden Bronchus ein Hauptraum durch die Lunge sich erstreckt, und darin liegt die Verknüpfung mit der Lunge der Amphibien. Nur bei manchen Eidechsen (Iguana) bestehen etwas andere Verhältnisse. Der bereits als Stammbronchus bezeichnete Hauptraum stellt bei den meisten *Eidechsen* den größten Theil der Lunge vor. Bei den *Schlangen* ist er gleichfalls noch weit, aber ringsum mit alveolärem Fachwerk besetzt, das in ihn ausmündet. Ein engerer Canal ist er bei den *Schildkröten* geworden, durch Knorpelstützen der Wand als Fortsetzung des Bronchus legitimirt, wenn auch diese Wand von vielen Öffnungen durchsetzt wird. Mit diesen beginnen ziemlich große Fächer, in welche die Lunge gesondert ist, jedes Fach in größere alveoläre Abschnitte getrennt, wie diese wieder in kleinere. Den Stammbronchus finden wir auch bei den *Varanen* und *Crocodilen* wieder, terminal in einen weiteren Raum fortgesetzt. Aber aus dem Stammbronchus und seiner Fortsetzung gehen in Reihen angeordnete Canäle hervor, an welche die alveolären Fächer sich anfügen, an manchen Partien der Lunge gleichfalls in Reihen gruppirt. Diese Reptilien repräsentiren damit eine eigene Structur der Lunge, eine ganz bestimmte, am schärfsten bei den Crocodilen ausgesprochene Anordnung der Luftwege in den Lungen, denn als solche Wege werden alle jene weiteren Röhren in der Lunge zu deuten sein.

Eine andere, bei allen Reptilien ausgesprochene Besonderheit liegt in der *ungleichmäßigen Ausbildung der alveolären Structur*. An allen Lungen finden sich Abschnitte, in denen jene Structur nur durch Vorsprünge weitmaschiger Balken ausgedrückt und darin der primitive Zustand erhalten ist. Bei vielen

Eidechsen ist nur der vordere Abschnitt der Lunge in enge Alveolen gesondert. Bei den Schlangen erhält sich terminal ein alveolenarmer Abschnitt fort, und bei Varanen und Crocodilen laufen fast alle Bronchialröhren repräsentirende größere Räume, bei den Crocodilen auch kleinere Äste derselben in weitere Lungenräume aus, die nur ein weitmaschiges Netzwerk an ihrer Wandung tragen. Die der Respiration durch reichere Oberflächenentfaltung günstigeren Partien liegen dem Lungenhilus näher und damit nicht nur über der eintretenden Luft, sondern auch über den Blutgefäßen. So entfaltet sich in der Reptilienlunge ein Gegensatz in den verschiedenen Abschnitten des Organs. Die primitiveren Regionen zeigen sich für die Respiration von minderem Werthe, aber sie werden geeignet zu anderen Dienstleistungen, wie wir solches bei den Vögeln sehen werden.

Die Luftröhre ergiebt sich im Ganzen bezüglich ihrer Länge in Anpassung an die Lage der Lunge resp. des Herzens von ziemlicher Längenverschiedenheit. Wenig lang bei Crocodilen und den meisten Sauriern, gewinnt sie bei manchen der letzteren (Hydrosaurus) an Länge und tritt in solchem Befunde auch bei Schlangen auf. Bei Schildkröten ist die Länge dagegen sehr verschieden, was mit einer früheren oder späteren Theilung in zwei Äste in Zusammenhang steht. Solche Luftröhrenäste (Bronchi) beginnen bei den Reptilien zur Ausbildung zu kommen, nachdem bei den Amphibien unter den Anuren eine bloße Andeutung bestand. Am wenigsten ist diese Theilung bei *Hatteria* entfaltet, wo die Luftröhre mit dem Anschein einer Theilung in Bronchi in einen beiden Lungen gemeinsamen Raum sich fortsetzt (Fig. 191), aus welchem jederseits eine Lunge hervorgeht. Vorn öffnen sich die Ringe der Trachea an der Übergangsstelle und lassen eine membranöse Füllung erscheinen, welche, nach innen zu eingefaltet, das Bestehen von zwei kurzen Bronchien andeutet. Innerlich ist der Raum, so weit die Knorpelringe reichen, einheitlich. In diesem Befunde spricht sich der *Beginn einer Theilung der Luftröhre* deutlich aus. Die erste Sonderung zweier Luftröhrenäste bei *Lacertiliern* zeigt sie, mit Ausnahme bei den Monitoren, von geringer Länge. Bei den *Schlangen* sind sie wenig bedeutender, erfahren aber durch die Rückbildung einer Lunge mehr oder minder Veränderungen. Den *Schildkröten* kommt bei früher Theilung der Luftröhre eine oft beträchtliche Länge der Bronchi zu (Testudo).

Fig. 191.

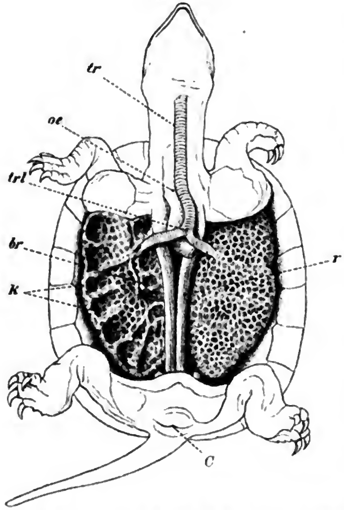


Luftröhre mit Lungen von Hatteria *tr* Trachea.

Auch auf der gesammten übrigen Strecke der Luftwege bestehen knorpelige Stützen meist in Ring- oder Halbringform. Daraus erwächst zum ersten Male eine Sicherung des Lumens dieser Canäle und damit die Möglichkeit eines continuirlichen

Luftwechsels. Bei den Schlangen sind bezüglich der Knorpelringe sehr mannigfache Zustände vorhanden, von denen wir jenen hervorheben, bei welchem die Knorpelringe jederseits in Längsverbindung stehen. Diese erstreckt sich meist nur über einen Abschnitt der Trachea.

Fig. 192.



Luftröhre mit den Lungen von Emys in situ. Ventrale Ansicht. *tr* Trachea. *trl* Theilung der Trachea in die beiden Bronchi. Der rechte ist in die ventral geöffnete Lunge verfolgt (*br*). *k* Kammern der Lunge. *oe* Ösophagus. *r* Muskel. *C* Cloake.

Wie der Kehlkopf, so springt auch der ihm angeschlossene Abschnitt der Luftröhre bei den meisten Reptilien in die Kopfdarmhöhle vor, besonders bei Schlangen sehr deutlich. Eine den Aditus laryngis bei Cheloniern vorn bedeckende quere Falte stellt eine Art von Epiglottis vor. Sie fehlt bei Testudo.

Die Gleichartigkeit, welche die dem Kehlkopfe im sogenannten Ringknorpel zu Grunde liegenden Knorpel mit dem Knorpelgewebe der Trachea besonders bei Schlangen darbieten, lehrt in ersterem neue Modificationen erkennen. Die hier bestehenden »Verschmelzungen« sind zum Theil nur der Ausdruck unvollständiger Sonderung. Das gilt namentlich für die bei Schlangen verbreiteten, seitlichen Längsverbindungen, einer Anzahl von Ringen, welcher Zustand sich auch auf die Trachea fortsetzt. »Man denke sich, dass der absteigende Theil der *Cartilago lateralis* des *Proteus* nach beiden Seiten hin Queräste ausschicke, und dass diese Queräste von beiden Seiten, also hinten und vorn, sich verbinden, wie wir dies bereits an der hinteren Wand der Stimmlade von Menopoma gesehen haben, so muss die Form sich entwickeln, wie sie z. B. unter den *Schlangen* bei Cylindrophis erscheint« (Henle).

Die Theilungsstelle der Luftröhre der *Schildkröten* in die beiden Bronchi zeigt die bedeutendsten Verschiedenheiten bezüglich der Örtlichkeit. Am weitesten nach vorn zu ist diese Theilung des Luftweges auf Kosten der Länge der Trachea bei Testudo erfolgt. Aus solchen Zuständen leitet sich der Befund von Sphargis coriacea ab, bei welcher die Luftröhre selbst von dem Abgange der Bronchi an bis zum zweiten Drittel ihrer Länge durch eine weitere Scheidewand getheilt ist. (Rathke, Arch. f. Anat. u. Phys. 1846. S. 293.) Daran schließt sich die dichte Nebeneinanderlagerung der gestreckt verlaufenden Bronchi von Trionyx. Krümmungen der Luftröhre und der Bronchi als das Resultat einer bedeutenden Längszunahme bestehen bei *Cinyxis*.

wo in einzelnen Arten verschiedene Zustände, auch eine tracheale Erweiterung (bei Cinyxis Homeana) vorkommen. Im Ganzen spricht sich in dieser Verlängerung der Luftwege bei *Schildkröten* eine verschieden durchgeführte Anpassung an die Länge des Halses aus. Unter den *Crocodilen* besitzt bei Cr. acutus die Luftröhre eine Krümmung, indem sie weiter nach hinten reicht und, erst wieder vorwärts gekehrt, sich in die beiden Bronchi spaltet.

Bezüglich der *Knorpelringe* bestehen sehr mannigfache Zustände. Bei den Lacertilien sind sie an der Trachea zumeist in derem ganzen Verlaufe geschlossen. Bei manchen Ascalaboten erhalten sich am Luftröhrenende offene Ringe. Wenn diese Zustände eine gegen die Lunge zu wieder vollständige Ausbildung des Luftweggerüstes darstellen, so ist davon eine Erweiterung der Luftröhre verschieden, welche bei *Ptyodactylus fimbriatus* am Anfange der Trachea vorkommt, wobei dann die betreffenden Ringe dorsal sich bedeutend verschmälern, ohne dabei zum Abschlusse zu kommen. TIEDEMANN, Deutsches Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. IX. 1818. S. 549.

Auch bei den *Schlangen* bildet der Abschluss vorderer, das Offensein hinterer Ringe an der Trachea die Regel, und dabei ergeben sich in dem verschieden weit nach hinten rückenden Abschluss der Ringe viele Verschiedenheiten. Bei *Crocodilen* bleiben dagegen die vorderen Ringe unverbunden, und am Endtheile der Trachea wie an den Bronchen sind geschlossene Ringe vorhanden.

Damit stimmt auch *Hatteria* überein, indem die vorderen Ringe dorsal offen sind, während die hinteren bis in die Nähe der Lungen sich geschlossen zeigen. Der letztere Abschnitt der Trachea ist zugleich enger als der vorhergehende.

Hauptwerk über den Kehlkopf der Amphibien und Reptilien: J. HENLE, Vergleichend-anatom. Beschreibung des Kehlkopfes. Leipzig 1830.

Die der Bewegung der Theile des Kehlkopfes dienende *Muskulatur* ist bei den Reptilien insofern höher ausgebildet, als sie dem Kehlkopfe enger angeschlossen ist. Der *Dilatator laryngis*, bei anuren Amphibien noch vom Zungenbein (resp. dessen Columella) entspringend, ist bei der Mehrzahl der Reptilien auf die Seitenfläche des Cricoid übergetreten und kann sogar auf Trachealringe sich erstrecken. Bei Alligator wird das primitive Verhalten durch den Ursprung vom Hyoid noch gewahrt. Der *Constrictor* dagegen behält häufiger den Ursprung vom Hyoid und bietet eine mediane Scheidung (dorsal und ventral) als Regel.

§ 327.

Die unter den Reptilien zumeist sehr vollständig vollzogene Sonderung der Luftwege in *Kehlkopf* (*Larynx*), *Trachea* und *Bronchi* ist als Erbtheil auf die Vögel übergegangen und wurde bei diesen noch in höhere Umbildungen übergeführt. Solche betreffen vorzüglich die Luftröhre, an deren Theilungsstelle oder doch in deren Nähe sich ein besonderer Apparat, der sogenannte *untere Kehlkopf*, differenzirt hat. Dadurch hat der obere Kehlkopf für die Stimmbildung keine Bedeutung gewonnen. Außer der schärferen Sonderung der großen Abschnitte hat auch der Stützapparat sich geweblich weiter gebildet, indem er mehr oder minder umfängliche *Ossificationen* seiner bis dahin knorpeligen Bestandtheile aufweist, gleichfalls ein wichtiger Fortschritt.

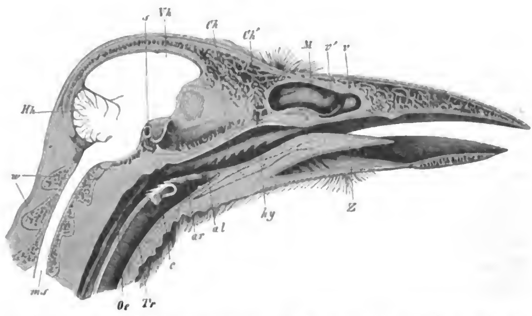
Obwohl der Larynx der Vögel ähnlich wie bei den Reptilien sich mit einer Längsspalte hinter der Zungenwurzel öffnet, kommt ihm doch eine andere Lage zum Hyoid zu als bei den Reptilien, denn er liegt *hinter* demselben. Nur durch die mediane Verlängerung der Hyoidcopula nach hinten zum Kehlkopfe ist ein

Zusammenhang beider Theile dargestellt. Diese Verschiedenheit beruht jedoch nicht auf einer Verlagerung des Kehlkopfes, sondern auf der schlankeren Gestaltung des Hyoids und der Ausbildung nur eines Bogenpaares.

Im Verhalten des Kehlkopfes selbst finden sich keine sehr bedeutenden Differenzen. Das dem Cricoid der Reptilien entsprechende *Hauptstück* des Kehlkopfes bietet auch hier mehr oder weniger deutlich seine Entstehung aus mehreren Ringen im Vorkommen von Querspalten und dergleichen dar. Nur in einigen Abtheilungen sind die Spuren dieser Trennung vollständig geschwunden (Papageien). Der vordere, höhere Theil setzt sich so dorsal in eine schmalere Spange fort, welche hinten in der Regel von der anderen getrennt bleibt, und diese beiden Stücke können durch die Ossification, welche auch das vordere selbständig ergreift, zu scheinbar discreten Stücken sich gestalten. Bei weiterer Entfernung der hinteren Enden jener beiden seitlichen Stücke schiebt sich von oben her noch ein unpaares schmales Knochenstück ein, welches dann die gleichfalls meist ossificirten *Arytaenoid-* oder *Stellknorpel* trägt. Es sind längliche, schmale Stücke, welche, den Aditus laryngis begrenzend, sich flach nach vorn bis zum oberen Rande des Vorsprunges am Cricoidstück erstrecken.

Mit der *Entstehung des Kehlkopfes* wird bei den tetrapoden Vertebraten ein Anschluss der Luftwege an den vom Cranium gebotenen luftführenden Raum ermöglicht und damit die Communication der Lungen mit der Außenwelt hergestellt.

Fig. 193.



Kopf von *Corvus corone* im medianen Durchschnitt. Die Nasenscheidewand ist im Bereiche der Muscheln entfernt. *M* Riechmuschel. *v* Vorhofmuschel. *v'* Vorhofgrenze. *Ch* Choane. *Ch'* Choanenrand. *Vh* Vorderhirn. *Hh* Hinterhirn. *s* Sattellehne. *ms* Rückenmark. *Z* Zunge. *hy* Zungenbeinkörper. *al* Eingang in den Kehlkopf. *ar* Arytaenoidknorpel. *c* Cricoidknorpel. *Tr* Trachea. *Oe* Ösophagus. *w* Halswirbel.

In dieser Leistung ist gewiss die nächste Ursache für die Entstehnng des den Kehlkopf auszeichnenden Stützapparates zu finden, denn dadurch wird die Ausführung von selbständigen Actionen dieses Anfanges der Luftwege einer höheren Bedeutung entgegengeführt. Bei den *Amphibien*, deren Kehlkopf noch auf einer

tieferen Stufe steht, ergiebt sich der Weg der Luft durch die Nasenhöhlen zu den Luftwegen der Lunge in etwas anderer Art, aber schon bei *Reptilien* kommt ein *directer Anschluss* zu Stande. Der Kehlkopfeingang legt sich an die Choanen, deren Umgebung Anpassungen an den Aditus laryngis darbietet. In sehr ausgebildeter Weise ist das auch bei den *Vögeln* der Fall. Siehe in Fig. 193 *Ch* als Choane, deren Zugang vom Munde her lateral durch eine gezähnelte Leiste (*Ch'*) eingefasst wird. Daran schließt sich der Kehlkopfeingang (*al*), seitlich umgeben vom Stellknorpel (*ar*), welcher auf der Platte des Ringknorpels (*c*) sich bewegt. Für den steten Luftaustausch bedarf es des länger währenden Anschlusses, der bei den Vögeln nur durch die Nahrungsaufnahme, allerdings in der Regel nur kurze Unterbrechungen erfährt.

Durch das ganze Verhalten des Kehlkopfes wird derselbe zum Stimmorgan wenig geeignet. Schon bei Reptilien kann man kaum von einem »Stimmorgan« sprechen, zumal »Stimme« meist fehlt. Das hat in Erwägung zu kommen, wenn uns in dem folgenden Luftwege der Vögel ein entschiedenes Stimmorgan begegnet, für welches die Bezeichnung als *unterer Kehlkopf* mit Recht in Anspruch genommen wird. Es ist nicht eine Wiederholung der oberen, vielmehr eine ganz neue Bildung, welche fast alle Vögel auszeichnet.

Die Schleimhautbekleidung dieses Skeletes lässt keine Falten als Stimmbänder wahrnehmen. Auch die Muskulatur ist vereinfacht. Sie besteht aus einem Erweiterer des Kehlkopfeinganges (M. crico-arytaen. post.), der vom unteren Rande des Seitenstückes des Cricoid entspringt, und aus einem Verengerer, welcher vom oberen Rande des Stellknorpels aus nach hinten verläuft, wo er mit dem anderseitigen sich verbindet. Er stellt somit eine Art unvollständigen Sphincter vor.

Die Sonderung des Cricoid in die genannten drei Theile unterbleibt beim knorpeligen Zustande dieses Skelettheiles (Struthio), aber auch bei manchen Vögeln, wo Ossification besteht (Papageien, Schwan, Pelikan). Nach vorn stark ausgezogen und damit an den Processus epiglotticus der Saurier und Schlangen erinnernd, zeigt sich das unpaare Cricoidstück bei Hühnern, Enten, Möven zugleich knorpelig, bei andern dagegen ossificirt (Storch, Reiher). Eine Scheidung der Innenfläche dieses Cricoidstückes wird durch einen Längsvorsprung angedeutet, welcher den verschiedensten Gattungen zukommen kann. Er fehlt den Hühnern, Raubvögeln, auch bei Struthio.

Über den Kehlkopf s. HENLE, l. c.

In Anpassung an die Länge des Halses stellt die Luftröhre (*Trachea*) der Vögel einen immer sehr ansehnlichen Canal vor, welcher bis zu der in der Regel in der Brusthöhle gelegenen Theilungsstelle reicht. Diese Länge nimmt in manchen Fällen von trachealen Krümmungen in bedeutender Weise zu. Zumeist ossificirende Knorpelringe bilden in dichter Folge eine sehr wirksame Stütze der Luftröhrenwand. Sie sind in der Regel geschlossen, bis auf die ersten und die letzten. Nicht selten sind auch die offenen Ringe eng gegen einander verschränkt. Ein festeres Gefüge entspringt auch oft aus der größeren seitlichen Länge der Ringe, wodurch hier ein Übereinandergreifen der Ringe entsteht. Durch Alterniren dieses Zustandes in den einzelnen Ringen nach beiden Seiten entsteht eine neue Variation (z. B. bei Papageien, Ciconia, Cygnus). Aus Allem geht die hohe Wichtigkeit dieser Luftwege hervor.

Das Caliber des Canals zeigt sich im Allgemeinen weit, in der Gestalt entweder cylindrisch oder hinten, oder vorn wie hinten etwas abgeplattet, und dieses meist gegen das Ende zu. Oft wechselt die Weite an einzelnen Stellen der Luftröhre. Oben weiter, wird sie allmählich schmächtiger, oder sie erweitert sich erst gegen die Mitte hin (bei vielen männlichen Enten, Fig. 196 *A*), um gegen das Ende wieder an Durchmesser abzunehmen. Auch bei Dromaeus besteht eine solche Erweiterung, aber an ihr sind hinten die Ringe unvollständig, und die Lücke besitzt einen membranösen Verschluss. Zwei sich folgende Erweiterungen besitzen manche Anatiden (A. crecca und tadorna, stärker bei Mergus merganser). Diese Caliberänderungen treten theils allmählich, theils ohne Vermittelung auf. Bei seitlicher Compression dorsoventral erweitert ist die Luftröhre von Tantalus loculator (Garrod). Auch einer Scheidung des Binnenraums der Luftröhre unter Betheiligung der Knorpelringe begegnen wir bei Aptenodytes und Procellaria. Bei dem ersteren erstreckt sich die Theilung, auch äußerlich bemerkbar, bei verschiedenen Arten verschieden weit nach vorn, bis fast durch die ganze Länge, bei Procellaria ist sie auf die untere Hälfte beschränkt.

Der hohe Grad der Ausbildung der Trachea kommt auch in den mannigfaltigen Abweichungen des Organs vom geraden Verlaufe zum Ausdruck, wie sie in den Abtheilungen der Schwimmvögel, auch vielen Grallatoren und Hühnervögeln bestehen. Sie betreffen auch da vorwiegend das männliche Geschlecht und sind am unteren Abschnitte der Luftröhre ausgeprägt. Ins Cavum thoracis eingebettete Windungen bildet die Luftröhre von Platalea leucorodia (Yarrel, Linn. Transact. Vol. XVI). Außerhalb der Brusthöhle, unter dem Integumente, finden sich tracheale Windungen und Schlingen bei manchen Hühnervögeln gelagert (Tetrao urogallus, Crax alector und pauxi, Penelope- und Phasianus-Arten). Aus der Anlagerung an die Skeletttheile dürften allmählich die verschiedenen Zustände der *Einbuchtung der Trachea* hervorgegangen sein. So liegt eine Trachealschlinge in der erweiterten Furculaspitze bei Numida cristata. Bei Kranichen (Grus cinereus und Grus virgo) ist es der Brustbeinkiel, in welchen mehr oder weniger weit herab eine Schlinge der Luftröhre sich eingesenkt hat, und auch bei Schwänen bestehen ähnliche Zustände, die in verschiedenen Stadien der Ausbildung sich darstellen. Sie sind aber von jenen der Kraniche durch die *präclaviculare* Einsenkung der Trachea verschieden, während sie bei jenen *postclavicular* ist, so dass beide Zustände sich nicht von einander ableiten. Die graduelle Ausbildung dieses Zustandes zeigt sich bei den Gruiden in allen möglichen Stadien, ebenso bei den Schwänen, wo z. B. bei Cygnus plutonius die Luftröhre mit einer Schlinge noch zwischen beiden Schenkeln der Furcula liegt, indess diese Schlinge bei C. Bewickii schon in das Sternum gelangte und bei C. musicus mit doppelter Krümmung sich in die Crista sterni gebettet hat.

Bei diesen durch Längenentfaltung der Luftröhre erzeugten Lageveränderungen spielen sexuelle Verhältnisse eine wichtige Rolle, und zumeist keineswegs allgemein kommen jene Modificationen den Männchen zu.

Somit ergiebt sich in der Lage der Luftröhre eine außerordentliche Mannigfaltigkeit, für welche die Bedingungen kaum ermittelt sind.

J. Latham, On the trachea or windpipes of various Kinds of Birds. Transat. of Linn. Soc. Vol. IV. 1798.

Der knorpelige Zustand der Luftröhre persistirt in vielen Abtheilungen. So bei den Ratiten, den Accipitres, den Tauben, Störchen, Hühnern, dann bei Caprimulgus.

Upupa. Merops, Ampelis. Die Ossification der Trachealringe ward von mir als directer Process erkannt (bei Turdus), verschieden von anderen Verknöcherungen des Skelets.

Eine eigenthümliche Modification bietet sich an der Trachea von Dromaeus Novae hollandiae, an welcher in der Mitte der Länge eine Anzahl Ringe vorn offen sind; durch diese ovale Öffnung setzt sich die Schleimhaut der Trachea in die Auskleidung eines Sackes fort, der von ziemlicher Ausdehnnng am Halse liegt.

Fremery de Casuario novae Holl. Trajecti 1819. Knox, Edinb. philos. Journal Vol. X. 1824.

Als Ausnahme theilt sich die Trachea bei *Trochilus* schon auf dem Verlaufe am Halse in die beiden Bronchi.

Über die Scheidung der Trachea bei *Apdenodytes*: G. Jaeger, Arch. f. Anat. u. Phys. 1832. M. Watson, Voyage of Challenger. Zool. Part XVIII. S. 204. Letzterer erwähnt auch individuelle Schwankungen in der Ausdehnung der Theilung, die desshalb von Belang sind, weil dadurch der Process noch nicht in bestimmten Grenzen sich darstellt. Bezüglich Procellaria s. Meckel, Vergl. Anat.

Bei wenigen Vögeln geht die Luftröhre ohne bedeutendere Modificationen ihrer Structur durch Theilung in die beiden *Bronchi* über und setzt darin das von Reptilien ererbte Verhalten fort. Die große Mehrzahl bietet an jener Theilungsstelle Veränderungen, die auch den Anfang der Bronchi ergreifen können oder sogar nur an diesen vorkommen (s. vorher).

Die Bronchi halten sich meist in geringer Länge und bezüglich des Skeletes ihrer Wand auf einer niedereren Stufe als die Luftröhre, da ihre Stützen als knorpelige oder knöcherne Spangen nur dem lateralen Umfange der Canäle zukommen. Die mediale resp. untere Wand der Bronchi ist dadurch in größerer oder geringerer Ausdehnung nur membranös. Nicht selten kommen auch Erweiterungen vor und lassen auch diesen Abschnitt der Luftwege im Bereiche der Differenzirungen erscheinen, welche den ganzen respiratorischen Apparat der Vögel in so hohem Grade auszeichnen.

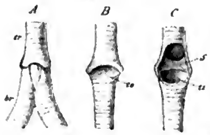
Dieser kommt auch durch eine besondere *Muskulatur der Luftröhre* zum Ausdruck Die hierher gehörigen Muskeln entstammen scheinbar der Muskulatur des Halses (Rectussystem). Nur der *M. hyo-trachealis*, welcher vom Zungenbeinkörper aus sich über die Ventralfläche des Kehlkopfes zur Luftröhre erstreckt, gehört der Muskulatur des Visceralskeletes an. Als Levator laryngis wird er wirksam durch Portionen, welche sich am Cricoid befestigen, von wo aus andere Züge sich wieder in die fernere Bahn des Muskels fortsetzen. Andere Muskeln, *M. sterno-trachealis*, verlaufen von der Innenseite des Brustbeins zur Luftröhre. Ihnen zugehörig sind auch die minder regelmäßig vorkommenden *Mm. ypsilo-tracheales*, welche an der Furcula Befestigung besitzen. Beide Muskeln sind Herabzieher der Luftröhre.

§ 328.

Bei allen Vögeln findet der Übergang der Trachea in die Bronchi nicht mehr auf die noch bei Reptilien bestehende einfache Art statt, die eine von keinen Veränderungen begleitete Theilung vorstellt. Schon bei den *Ratiten* zeigen sich manche Modificationen der letzten Trachealringe, und da an den Bronchen ein von der Trachea etwas verschiedener Bau der Wandung auftritt, so erscheint auch die

Theilungsstelle prägnanter gebildet. Es besteht also schon bei diesen die Einrichtung eines unteren Kehlkopfes, von welchem in Fig. 195 *A*, *B* ein Beispiel dargestellt ist (Rhea). Die *Carinaten* besitzen hier einen ziemlich complicirten Apparat, welcher der Erzeugung der Stimme dient und daher als unterer Kehlkopf oder Syrinx (Huxley) unterschieden wurde. Dass man in dem eigentlichen Kehlkopf nicht das Stimmorgan zu suchen hat, lehrt dessen Verhalten (s. unten). Das Ende der Trachea bietet sowohl im Skelet wie in membranösen Theilen jener Einrichtung viel günstigere Bedingungen, und eine große Mannigfaltigkeit wird durch den hier befindlichen Anfang der Bronchi gestattet. In bestimmter Anordnung befindliche Membranen werden durch den die *Syrinx* passirenden Luftstrom in schwingende Bewegung versetzt. An dieser Einrichtung nehmen in der Regel sowohl Trachea als Bronchi Theil (*Syrinx tracheo-bronchialis*), seltener ist nur die Trachea (*S. trachealis*), oder es sind auch die beiden Bronchi in die Neubildung einbezogen (*S. bronchiales*).

Fig. 194.



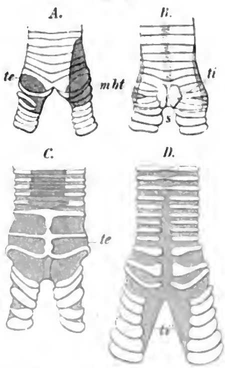
Syrinx von *Anas aurea*. *A* von vorn, *B* seitlich, *C* im Medianschnitt. *tr* Trachea. *br* Bronchus. *te* äußere, *ti* innere Membran. *S* Steg.

Die bei Weitem verbreitetste tracheo-bronchiale Syrinx zeigt die letzten Trachealringe in Umgestaltung. Sie sind entweder enger zusammengeschlossen oder auch theilweise oder völlig mit einander verwachsen, so dass durch sie ein einheitlicher, im Einzelnen sehr mannigfach gestalteter Abschnitt daraus hervorgeht. Er bildet die Trommel, die bald erweitert und sagittal oder transversal comprimirt ist, letzteres am häufigsten. Dazu treten noch zahlreiche nur auf kleinere Abtheilungen beschränkte Modificationen. Gegen das untere Ende der Trommel springt die an der medialen Fläche der Bronchi befindliche, diese hier abschließende Membran faltenförmig ins Innere vor, oder, häufiger, besteht eine den Ausgang der Trommel in zwei seitliche Hälften theilende, meist knöcherne, selten knorpelige Spange, der *Steg* (*Pessulus*, Fig. 194 *C*, *s*). Er springt mit schärferem oberen Rande vor, verbreitert sich nach unten hin, besonders vorn und hinten (ventral und dorsal) und nimmt mit diesem abwärts concaven Rande den membranösen Abschluss der medialen Bronchialwand auf, der sich hier wie in einen Rahmen ausspannt. Der so gespannt erhaltene Theil der Membran an der medialen Bronchialwand ist die *Membrana tympaniformis interna*. Aus ihr setzt sich der mediale Abschluss des Bronchus entweder fernerhin auf den letzteren fort, oder es besteht mit dem Vorkommen vollständiger Ringe am Ende des Bronchus für jene Membran ein früheres Ende. In der Mitte zwischen den beiderseitigen inneren Trommelmembranen wird häufig eine Verbindung derselben durch elastisches Gewebe hergestellt.

Eine andere Vorrichtung ist in der *Membrana tympaniformis externa* gegeben, welche auf sehr verschiedene Weise hergestellt wird, indem bei ihr die membranöse Verbindung verschiedener Ringe bald an der Trommel, bald an den

Bronchen (Fig. 195 *C*, *D*) in Verwendung kommt. Zu Gunsten dieser Membran nehmen auch die betreffenden Ringe mancherlei Formen an, bilden mit concaven Rändern Rahmen für die Membran. In der Regel entspricht die Lage der äußeren Trommelhaut jener der inneren. Beide werden bei gewissen Bewegungen der Trachea an den nicht ausgespannt gehaltenen Abschnitten nach innen zu eingefaltet, springen also in den Luftweg vor und sind dadurch der Action des Luftstromes ausgesetzt. Indem die M. tympaniformis interna sich ähnlich verhält, begrenzt sie mit jener eine Spalte, die *Stimmritze*, welche somit bei dieser Einrichtung der Syrinx zu jeder Seite des Steges, somit doppelt besteht.

Fig. 195.



Syrinx eines Ratiten (Rhea americana). *A* von vorn, *B* von hinten. In *A* ist der Musc. bronchotrachealis (*mbt*) auf der rechten Seite weggenommen, um die Membrana tympaniformis externa (*te*) zu zeigen. *ti* Membr. tympanif. interna. *s* Steg. *C* Syrinx einer Taube (Phlogoenas cruentata) von vorn, *D* von hinten. *te* Membrana tympaniform. ext. *ti* Membr. tymp. int. (Nach Wunderlich.)

Außer den bei der Luftröhre angeführten Muskeln, die bei manchen Vögeln die einzigen auch auf die Syrinx wirkenden bleiben (Hühnern, vielen Schwimmvögeln), kommen anderen noch *Membr. tracheo-bronchiales* zu, welche von der Trachea zur Trommel oder auch tiefer herab zur M. tympaniformis externa, oder zu Bronchialhalbringen sich erstrecken. Dieses eine Muskelpaar ist bei den Singvögeln in eine größere Zahl von Muskelchen gesondert, den *Singmuskelapparat*, welchem auch eine in manchen Punkten reichere Differenzirung der Syrinx entspricht.

Die Befunde bei den *Ratiten* erscheinen nicht sowohl als primitive Zustände, sondern als secundäre, und Vieles lässt darauf schließen, dass in ihnen rückgebildete Zustände vorliegen.

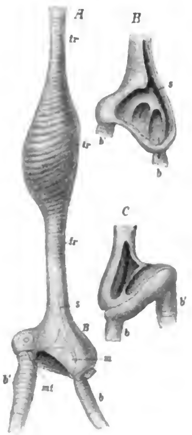
Von der außerordentlichen Mannigfaltigkeit des *Baues der Syrinx* können hier nur einige prägnantere Punkte berücksichtigt werden. Vor Allem bieten sich in der *Trommel* vielerlei Modificationen, indem sich dieselbe meist asymmetrisch erweitert und in unregelmäßige knöcherne Blasen umgestaltet wird, welche Nebenhöhlen umschließen. Solche als *Pauken* oder wegen der Unregelmäßigkeit als *Labyrinthe* bezeichnete Bildungen kommen häufiger der linken Seite zu und sind bei Enten und Tauben verbreitet, aber auch bei einzelnen Gattungen mancher anderen Abtheilungen vorhanden. Die Pauke ist vorzüglich bei den Männchen (jedoch nicht allgemein) vorhanden, doch ist auch bei manchen Weibchen die Einrichtung durch Asymmetrie der Trommel angedeutet und zeigt sich selbst in derselben Gattung von großer Verschiedenheit.

Bei den *eines Steges entbehrenden Vögeln* (z. B. Papageien) ist die Membrana tympaniformis externa zwischen dem lateralen Unterrande der Trommel und dem ersten Bronchialringe, die beide mit Concavitäten gegen einander sehen, ausgespannt. Da aber beide Skelettheile beweglich mit einander verbunden sind, dergestalt, dass die der Verbindungsstelle entsprechende Membranstrecke zum Erschlaffen gebracht werden

kann, so bildet dieser Theil eine nach innen vorspringende Falte, welche mit der anderseitigen die *Stimmritze* begrenzt.

Die *Membr. tympaniformis externa* ist zuweilen ohne besondere Ausbildung und wird dann einfach durch die membranöse Verbindung zweier Ringe vorgestellt. Sie kann zwischen den beiden letzten Trachealringen ausgebildet sein, indem sie eine von diesen Ringen umzogene Öffnung umschließt (Tauben), oder sie wird vom unteren Trommelrande und dem ersten Bronchialringe begrenzt (Gänse), oder sie liegt zwischen tieferen Bronchialringen (Eulen).

Fig. 196.



Luftwege von Anas clangula. *A* von vorn, *B* Syrinx nach Entfernung der vorderen Wand, *C* Syrinx von hinten mit Öffnung der Pauke. *tr* Trachea. *B* Trachealende. *b*, *b'* Bronchi. *m*, *mt* Membr. tympaniformis. *s* Septum. (1/2.)

Die *Singvögel* besitzen am Stege eine in die Trommel vorspringende Schleimhautfalte (*Membr. semilunaris*). Der zweite und dritte Bronchialhalbring sind durch die Membr. tympaniform. externa vereinigt und besitzen bedeutende Beweglichkeit, welche auch auf die elastisch verstärkte und dadurch gewulstete Schleimhautauskleidung der ersten Bronchialhalbringe wirkt. Diese Schleimhautstrecke bildet die laterale Begrenzung der Stimmritze, deren mediale Begrenzung durch die Membr. tympaniformis interna dargestellt wird.

Die *Syrinx trachealis*, bei nur wenigen Gattungen vorkommend (Myothera, Thamnophilus, Opatiorhynchus), wird durch Defect der unteren Trachealringe, von denen nur der letzte sich erhält, gebildet. Ein Stück der Trachea ist beiderseits nur membranös umwandet, und dieser Abschnitt bietet eine Abplattung von vorn nach hinten dar. Die nur als zarte Theile erscheinenden Reste der Ringe werden an der Grenze des rein membranösen Seitentheiles durch ein Band unter einander verbunden und bei Verkürzung des häutigen Theiles der Luftröhre gleichfalls in Schwingungen versetzt.

Bei der *Syrinx bronchialis* nimmt die Trachea an dem Stimmorgan keinen Antheil, und dieses ist sogar durch eine Anzahl von vollständigen Bronchialringen von der Trachea getrennt (Steatornis). Indem zwei der Bronchialringe mit einer concaven Krümmung gegen einander sehen und die dazwischen befindliche Lücke durch eine Membran geschlossen ist, kommt bei Verkürzung der Bronchi wieder eine nach innen sehende Falte zu Stande, welche in Schwingung geräth. Bei den wenigen diese Art von Stimmorgan besitzenden Gattungen bestehen ziemliche Verschiedenheiten.

Von der sehr umfänglichen Literatur über den unteren Kehlkopf der Vögel führen wir an: Cuvier im Magazin encyclopédique T. I. 2. 1795; auch in Reil's Arch. f. Physiolog. Bd. 5 ff.; Savart, Über die Stimme der Vögel, Froriep's Not. Bd. XVI, No. 1 u. 2. Yarrell. Transact. Linnean Soc. Vol. XVI. Joh. Müller, Die Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgan (Papageien), 1839. Derselbe, Über die bisher unbekannten typischen Verschiedenheiten der Stimmorgane der Passerinen. Abhandl. der Acad. der Wiss. zu Berlin 1837. Barkow Stimmwerkzeuge einzelner Vögel, in Bemerkungen über Gegenstände aus d. Gebiete d. vergl. Anat. etc., Breslau 1871. L. Wunderlich, Beiträge z. vergl. Anat. u. Entw. des unteren Kehlkopfes der Vögel. Nova acta d. Leop. Carol. Acad. Bd. XLVIII.

Neuer Erwerb aus dem ursprünglichen Kiemenskelet.

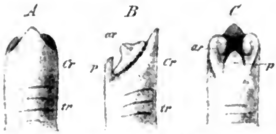
§ 329.

Der Apparat der Luftwege der **Säugethiere** ist in allen seinen Abschnitten nur von viel weiter zurückliegenden Zuständen abzuleiten, von denen nur einzelne Verhältnisse bei den noch lebenden Repräsentanten des Reptilienstammes anzutreffen sind. Nur die allgemeine Gliederung der Luftwege ist dieselbe geblieben, so dass wir letztere auch hier in Kehlkopf und Trachea mit den beiden Bronchen sondern.

Am **Kehlkopf** treten uns die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten entgegen. Er hat sich zum *Organ der Stimme* ausgebildet und damit eine bereits bei Amphibien beginnende Function zur Entfaltung gebracht, die manche seiner speciellen Einrichtungen beherrscht.

Der bei Amphibien beginnende Stützapparat der Luftwege mit dem Ausgange von der *Cartilago lateralis* nimmt auch bei den Säugethieren in seiner Weiterentwicklung bedeutenden Antheil am Kehlkopfe. Die *Trachea* erscheint mit ihren Knorpelringen bei *Monotremen* noch nicht völlig vom Kehlkopfe gesondert, vielmehr bildet sie mit ihrem vordersten Abschnitt die Fortsetzung in den Larynx, indem ihr erster Ring nur vorn vom Cricoidknorpel völlig getrennt ist (Fig. 197 *A*, *B*, *tr*, *Cr*). Wir können nicht sagen, ob das Cricoid von hier aus die Weiterbildung eines vordersten Ringes vorstellt, oder ob ihm mehrere Ringe zugehören, wie die Vergleichung mit höheren Abtheilungen erweist, jedenfalls ist bei Ornithorhynchus ein *indifferenter Zustand* zwischen Trachea und Cricoid zu erkennen, in welchem sich die alte Zusammengehörigkeit ausspricht. Nur der Arytaenoidknorpel (*ar*) ist vollkommen getrennt, wie er ja der erste von der Cartilago lateralis sich sondernde Abschnitt ist. In einem wie median eingerollt sich darstellenden Vorsprunge (*C*, *ar*) kommt eine auch weiterhin sich zeigende Besonderheit zum Ausdrucke.

Fig. 197.



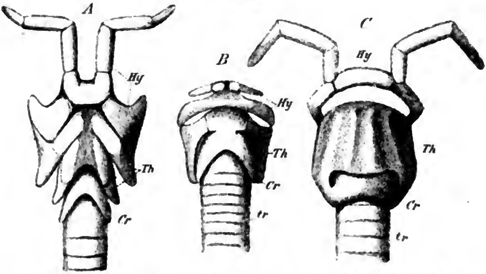
Primärer Larynx mit dem Anfange der Trachea von Ornithorhynchus. *A* von vorn, *B* von der rechten Seite, *C* von hinten. *tr* Trachea. *Cr* Cricoid. *p* Fortsatz desselben. *ar* Arytaenoid. (2/1.)

Diesen Zustand des Kehlkopfes werden wir *als primären* auffassen, da er nicht bloß den neuen Erwerb noch entbehrt, sondern auch in seinen Theilen der Cartilago lateralis entstammt.

Zu dem *ererbten Bestande von Stützgebilden*, wie wir sie in dem *Cricoid*knorpel und den *Arytaenoid*knorpeln bereits kennen, sind neue getreten. Es ward bei den Reptilien hervorgehoben, dass deren Kehlkopf sich dem aus Resten des Kiemenskeletes bestehenden Zungenbeinapparat auflagert und damit in Vergleichung mit den Amphibien eine Lageveränderung einging. Aus ähnlichen Lagebeziehungen erklärt sich der dem Kehlkopfe der Säuger gewordene Zustand eines neuen

Skelettheiles, der aus dem vierten und fünften primitiven Bogen, und zwar aus den ventralen Abschnitten derselben entstand und schließlich ein größeres, den Kehlkopf umfassendes Knorpelstück, *Cartilago thyreoides*, den Schildknorpel oder das *Thyreoid* bildet, welches mit dem Zungenbein in verschiedener Art im Zusammenhang steht.

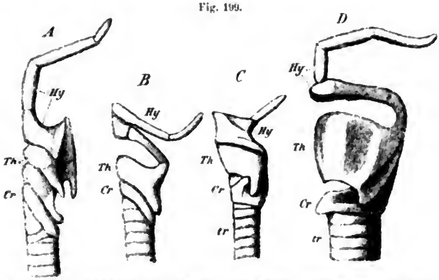
Fig. 198.



Kehlkopf von Säugethieren von vorn. *A* Monotremen, *B*, *C* von anderen Säugethieren. *Hy* Hyoid. *Th* Thyreoid. *Cr* Cricoid. *tr* Trachea.

Bei den *Monotremen* beginnt auch für diesen Theil der Weg. Ein ventraler Abschnitt des dem Hyoid folgenden Bogens hat mit dem letzteren eine gemeinsame Copula, an welche er proximal sich anschließt, während er distal nach hinten sich ausdehnend mit dem vorhergehenden in Verbindung tritt (Fig. 198 *A*, *B*). Auch

Fig. 199.



Kehlkopf von Säugethieren von der rechten Seite. Bezeichnung wie vorher.

für diesen Abschnitt besteht von hinten her Anschluss an die Zungenbein-Copula. Ein dritter Bogen besteht im Anschlusse an den zweiten, ist aber mit der Richtung nach hinten dicht an den *primären Larynx* gelagert, an den die neuen Bogen jetzt anschließen. Über diese kann kein Zweifel ihrer Abstammung

sein. Das Hyoid und der Anschluss an die Copula desselben sichern die Deutung. Indem wir den Hyoidbogen als nur die Verbindung des Larynx mit dem Kopfskelet vermittelnd beurtheilen, so sind noch *drei Theile vom Bogen* zum *Thyreoid* verwendet, davon dem ersten und dem zweiten der bedeutendste Antheil zukommt. In der Entfaltung des terminal auch nach vorn sich fortsetzenden ersten liegt die Besonderheit des Larynx der Monotremen, indem von da ab dieser Bogen sich allmählich dem Hyoid entfremdet und, mehr dem Hyoid folgend, sowie mit dessen Copula die Verbindung behaltend, als *zweiter Zungenbeinbogen* gilt. In der Constitution des Thyreoid liegt eine Auszeichnung der Säugethiere, durch welche sie von Sauropsiden wie von Amphibien sich weit entfernen.

Fig. 200.

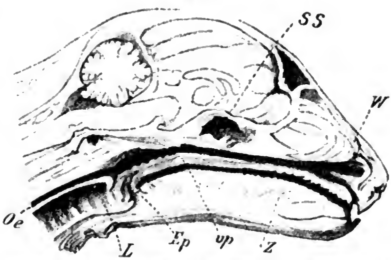


Pharynx und Kehlkopf von Ornithorhynchus in dorsaler Ansicht. *pn* Pharyngonasal-Raum. *E* Epiglottis. *oe* Beginn des Ösophagus. * Fauces. (Natürliche Größe.)

Eine zweite neue Einrichtung ging aus einer den Eingang in den Kehlkopf von vorn her begrenzenden Schleimhautfalte hervor, die bei Reptilien nur in Spuren bestand. Indem diese unter Zunahme ihres Umfanges den Kehlkopfeingang beim Passiren eines Bissens schützend zu überdachen versuchte, gestaltete sich aus ihr eine nützliche Einrichtung, der *Kehldeckel* (*Epiglottis*) (Fig. 200 *E*). Durch Entwicklung von *Knorpel* in dieser Falte und enge Verbindung der Hinterfläche der Schleimhautfalte mit der knorpeligen Unterlage erhöhte sich die Function des Gebildes als eines den Kehlkopf vorn und aufwärts fortsetzenden Theiles.

Die Entstehung der Epiglottis findet sich im Zusammenhange mit den am Gaumen aufgetretenen Veränderungen, im Gegensatze zu den Sauropsiden. Die Entfaltung des Gaumens lässt die Choanen nicht mehr als Spalte erscheinen, wie sie es noch bei Vögeln waren, sondern verlegt sie viel weiter nach hinten, wobei ihnen zugleich durch den *weichen Gaumen* eine Abgrenzung zu Theil wird. Der durch die Nasenhöhle zu den Choanen führende Luftweg ward nicht nur bedeutend verlängert, sondern es ist ihm auch der bei Sauropsiden nachweisbare directe Anschluss des Kehlkopfes an die Choanen entzogen, wodurch *zur Ergänzung der Continuität jenes Weges von*

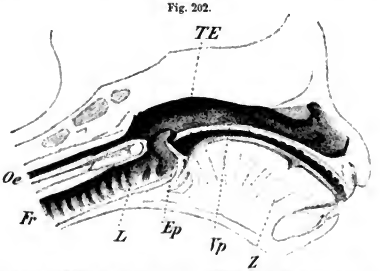
Fig. 201.



Senkrechter Medianschnitt durch den Kopf von Felis catus. Septum mit entfernt. *SS* Sinus sphenoidalis. *W* Riechwulst. *Z* Zunge. *up* Anfang des Gaumensegels. *Ep* Epiglottis. *L* Kehlkopf, dann die Luftröhre. *Oe* Ösophagus.

beiden Theilen her neue Einrichtungen bedingt sind. Der Kehlkopf liefert dazu die *Epiglottis*, der Gaumen das *Velum palatinum* oder den weichen Gaumen. In Fig. 201 ist in dem Anschlusse dieser beiden Gebilde die *Continuität des Luftweges* dargestellt, während Fig. 202 das Velum palatinum von der Epiglottis etwas abgehoben zeigt, so dass man jene Continuität ideell sich ausführen möge. Luftweg und Speiseweg befinden sich in einer *Kreuzung*, welche je nach Bedarf verschiedene Einstellungen erfährt. Dass die dabei wirksamen Theile für sich in Thätigkeit kommen, erhöht die Leistungsfähigkeit des Ganzen und lässt zugleich den Gegensatz zum Ausdruck gelangen, welcher darin bei den Sauropsiden waltet, indem zur Continuität der Luftwege Bewegungen des ganzen Kehlkopfes erforderlich sind. Für die Säugethiere ist also eine bedeutende Vervollkommnung erreicht, an der auch viele andere Organe der Mundhöhle Antheil haben.

Fig. 202.



Senkrechter Medianschnitt durch den Gesichtstheil des Kopfes von Ateles Geoffroy. *TE* Mündung der Tuba Eustachii. *Z* Zunge. *Vp* Beginn des Velum palatinum. *Ep* Epiglottis. *L* Kehlkopf. *Fr* Luftröhre. *Oe* Ösophagus.

Für die *Epiglottis* besitzt der ihr zu Grunde liegende Knorpel hohe Bedeutung, da *von ihm aus die ganze Einrichtung entstanden sein muss.* Er ist ursprünglich Hyalinknorpel (Monotremen) und ein paariges Gebilde, wie auch andere Skelettheile des Kehlkopfes. Mit diesen reiht er sich unter die vom *Kiemenskelet* abstammenden Theile und entspricht somit einem *vierten Kiemenbogen.* Das alte Kiemenskelet der Fische kommt im Larynx der Säugethiere zu neuer Verwerthung, während die Sauropsiden nur einen Theil davon am Kehlkopfe in anderem Dienste hatten, und bei Amphibien außer dem Hyoid nur der fünfte Kiemenbogen in der Cartilago lateralis eine allerdings höchst wichtige und für alle Vertebraten dauernde Verwendung fand.

Fig. 203.



Primärer Larynx von Ornithorhynchus. *Ep* Epiglottisknorpel. *Cr* Cricoid. *ar* Stellknorpel. *tr* Trachea. (2/1.)

Dass die *Cartilago epiglottidis* zwei getrennte hintere Abschnitte bei *Monotremen* erkennen lässt, kann für ihren Aufbau aus zwei Hälften gedeutet werden, wie auch sonst der Knorpel einheitlich ist, denn die Entwickelung des Knorpels erfolgt vorzüglich nach dem freien Rande, so dass der in die Schleimhaut gebettete Theil den jüngsten Zustand des Knorpels bildet. Sind zwei laterale Bestandtheile für das Primitive zu erachten, so tritt nur, wie vorerwähnt, der vierte Kiemenbogen in Betracht, als einziger noch nicht in Beziehung zum Larynx

gelangter. Mit einem fünften kann keine Verbindung mehr bestehen, nachdem dessen bedeutsame Umwandlung längst erfolgt ist; allein es erhält sich insofern doch etwas hierher Gehöriges, indem das ventral von einem starken Vorsprung ausgegangene Cricoid sich zum Epiglottisknorpel erstreckt (Fig. 203), wenn es auch nur ligamentösen Anschluss hier findet.

Am Kehlkopfe der *Promammalia* oder *Monotremen* wird am meisten die Anknüpfung an niedere Befunde ausführbar. Das tritt zunächst am *Cricoid* hervor. Dieses Knorpelstück ist, wie bei manchen Reptilien, dorsal noch nicht zu einem vollen Abschlusse gelangt und wird größtentheils nur membranös geschlossen und durch einen kleinen Schaltknorpel — *Procricoid* — ergänzt. Der vordere Rand trägt die beiden Arytaenoid- oder Stellknorpel, zwischen welche sich ein zweites Procricoidknorpelchen einschiebt (bei Echidna), während dasselbe sonst den Stellknorpeln auflagert (Ornithorhynchus). Den Aufbau des Cricoid *aus mehreren Ringen* bekunden einige Einschnitte und andere Trennungsformen.

Die bedeutendsten Eigenthümlichkeiten ergeben sich an dem *mit dem Zungenbein zusammenhängenden Thyreoid* (Fig. 204). Dieser Abschnitt setzt sich aus zwei lateral ossificirten Bogenpaaren und einem medianen knorpeligen Theile zusammen, wovon der letztere sich hinten an die Copula des Hyoid anschließt und die lateralen Bogenstücke in ähnlicher Weise nach hinten gerichtet trägt, wie auch das hintere Horn des Zungenbeins sich darstellt. Es bestehen also *zwei Thyreoidbogen*, die dem hinteren Zungenbeinhorn sich ähnlich verhalten (FÜRBRINGER, DUBOIS). Der vordere Thyreoidbogen kann terminal sogar mit dem hinteren Zungenbeinbogenstücke verschmelzen. Wie das hintere Zungenbeinhorn sind auch die beiderseitigen Thyreoidstücke ossificirt und dadurch von dem knorpelig bleibenden medianen Theile gesondert. Der erste Thyreoidbogen ist am zweiten beweglich, dagegen ist seine Verbindung mit dem Zungenbein durch die laterale Knorpelverschmelzung unbeweglich und zeigt darin engere Beziehungen zum Zungenbein.

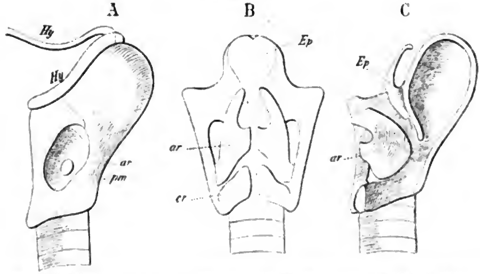
Es wiederholt sich hier etwas Ähnliches, wie in der Überlagerung des Zungenbeins durch den Kehlkopf der Reptilien. Aber es sind bei den Säugethieren *hinter*, d. h. distal von dem Zungenbein befindliche Bogenstücke, denen der Kehlkopf sich auflagert und die er in seine Dienste zieht. Dass diese Thyreoidbogen bei den Promammalia Bestandtheile eines Hyoidapparates vorstellten, der dann eine größere Zahl von Kiemenbogenresten (vier) umfasst hätte, ist klar, und durch diesen neuen Erwerb hat der Kehlkopf sich mehr vervollkommnet als bei den Reptilien, deren Hyoid mit seiner verbreiterten Copula zwar das Thyreoid nicht etwa vorbildet, denn es ist eben nur Hyoid, wie es auch immer auf einer niederen Stufe bleibt, da es eben auch alle anderen Functionen eines Hyoid mit zu leisten hat. *Bei den Säugern ist eine Scheidung dieser Functionen vollzogen.* Indem als Thyreoid andere Elemente in Verwendung kommen, bleibt dem Hyoid seine selbständige Bedeutung, die sich mit der allmählichen Lösung aus dem Thyreoidverbande erhöht.

Durch den Anschluss des Zungenbeins an den Kehlkopf, namentlich seines zweiten Stückes an das Thyreoid, bekundet sich die primitive Zusammengehörigkeit

beider Arten von Skeletgebilden. Aber indem sich der ursprüngliche Kehlkopf hinter der neuen Erwerbung nach vorn begiebt, bleibt dann doch eine Verschiedenheit, welche wir durch die Bzeeichnungen *primärer Larynx* und *secundärer Larynx* ausdrücken. Der erstere kommt als einziger Larynx den *Amphibien* und *Sauropsiden* zu, wenn auch schon die Reptilien manche Versuche für den Zuwachs besitzen. Erst bei den Monotremen kommt der *secundäre Larynx* zu Stande und herrscht unter Aufnahme des primären bei allen Mammalien.

Die *Marsupialier* bewahren noch manche niedere Zustände. Das Cricoid hat jedoch die Ringform nicht allgemein erreicht, indem es dorsal nicht zum Abschluss gelangte (Phalangista) (Fig. 204 *B*, *cr*), und entbehrt auch in der Regel der Einschnitte. Sein vorderer Abschnitt ist jedoch noch in schwankenden Zuständen, indem er bald schmal, in zwei seitliche Fortsätze ausgezogen, sich darstellt (Halmaturus), bald breiter erscheint. Im ersteren Falle fassen jene Fortsätze mehrere platte, an das Trachealskelet gereihte Knorpel zwischen sich, dieselben, welche bei Ornithorhynchus dem Cricoid inniger sich angeschlossen haben, und die bei anderen Beutelthieren (Dendrolagus) vollständig in letzteres aufgegangen sind. Auch Procricoidknorpel bleiben erhalten. Dagegen sind die beiden Thyreoidbogen-

Fig. 204.



Kehlkopf von Phalangista vulpina. *A* Zungenbein von der rechten Seite, *B* dorsal, *C* im Medianschnitt. *Ep* Epiglottis, *ar* Stellknorpel, *pm* Processus muscularis, in der Öffnung des Thyreoid sichtbar. *cr* Cricoid. *Hy* Zungenbein. (2/1.)

paare der Monotremen *zu einem einheitlichen Schildknorpel* verschmolzen, dessen vordere und hintere Hörner die frühere Trennung andeuten. Auch die große Öffnung der Thyreoidplatten ist ein Rest primitiver Scheidung (Fig. 204 *A*). Die Epiglottis findet am Vorderrande des Thyreoid eine Stütze, und der diese Stelle bietende Theil des Thyreoid ist bei den Beutlern ventral ausgebaucht, wenig bei Perameles, mehr bei Didelphys, am meisten bei Phalangista (Fig. 204 *C*), wodurch der Kehlkopfraum unterhalb der Epiglottis eine Erweiterung empfängt. Wichtig ist die Verbindung des Cricoid mit dem Thyreoid, weil primärer und secundärer Larynx dadurch ihre Zusammengehörigkeit bezeichnen, und dadurch auch auf die

Epiglottis gewirkt wird. Diese Verbindung besteht am medianen Theile des Cricoid bei Didelphys und kann bei anderen vollkommen sein. Am vollkommensten ist sie bei Phalangista, indem das Cricoid wie ein nach hinten tretender paariger Fortsatz des Thyreoid sich darstellt (Fig. 204 *B*).

Das Thyreoid ist so bei Beutelthieren zu einer Herrschaft im gesammten Kehlkopf gelangt, und vor und hinter ihm befindliche Skelettheile werden ihm unterthänig, nur der Arytaenoidknorpel (Fig. 204 *B*, *C*, *ar*) nicht. Dadurch zielt das Ganze auf eine Sicherung der Grundlage dieses wichtigen Knorpels, und die Unvollkommenheit des Cricoid findet durch Verbindung mit dem Thyreoid eine Compensation.

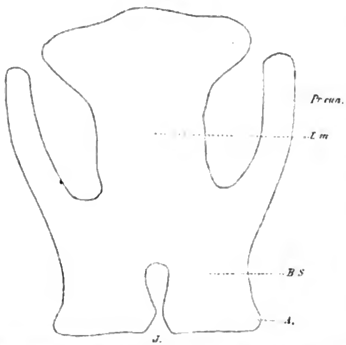
Wie manche bedeutende Eigenthümlichkeit noch bei den *Beutelthieren* der Kehlkopf darbietet, so wird in ihm doch nur das bei Monotremen schon Bestehende weiter gebildet, und bei anderen niederen Säugethierabtheilungen, wie bei den *Prosimiern*, verhält er sich im Wesentlichen ähnlich, und auch bei den übrigen Placentaliern treten keine wesentlichen Veränderungen mehr auf. Der erste Thyreoidbogen der Monotremen, der schon bei Beutlern in der Gestalt dem Hyoid ähnelt, wenn er auch noch dem Thyreoid eng sich anschließen kann, entzieht sich schließlich allgemein dieser Verbindung und bleibt basal an der Hyoidcopula befestigt (Fig. 204 *A*, *B*), während er terminal ins Thyreoid bald direct, bald indirect fortgesetzt ist. Darin erhält sich der alte Zusammenhang des ersten und zweiten Thyreoidbogens (Ornithorhynchus), aber man trägt der neuen Thatsache Rechnung, indem, was jetzt dem Hyoid angehört, nicht mehr zum Thyreoid gezählt wird, sondern als *zweiter Zungenbeinbogen* gilt. Tritt die frühere Verbindung mit dem Thyreoid in der Gestalt eines Bandes auf (*Lig. thyreo-hyoideum laterale*), so deutet ein darin sehr häufig vorhandenes Knorpelchen (Corpusculum triticeum) auf die ursprünglich continuirliche Knorpelverbindung.

So vollendet sich hier der Aufbau des Kehlkopfskelets der *placentalen Säugethiere*, vorzüglich durch die Einbeziehung von Theilen des *Kiemenskelets*, und indem diese als Schildknorpel ventral vom Eingang des Kehlkopfes zu liegen kommen, treten auch von Seite der *Schleimhautauskleidung* des Kehlkopfes neue Einrichtungen hervor. Aus dem *primären Larynx* setzt sich die Schleimhaut in den *secundären* fort, mit welchem wir es hier zu thun haben. Die vorn am Thyreoid befestigte Schleimhaut bildet, indem sie jederseits sich zum Arytaenoid hinzieht, Falten, aus welchen die Stimmbänder (*Lig. thyreo-arytaenoidea*) hervorgehen. *Die Entstehung der Stimmbänder ist also an das Auftreten des Thyreoid geknüpft.* In dieser Ausdehnung nach vorn sind es *neue Gebilde*, deren höhere Leistungsfähigkeit durch die an das Thyreoid verlegte ventrale Befestigung bedingt wird. Es ist die Grenze zwischen primärem und secundärem Larynx, und jene Bänder gehören *beiden* an, mit dem Ursprung dem einen, mit den Insertionen dem anderen.

Die *Epiglottis umfasst ursprünglich einen größeren Theil des Kehlkopfeinganges* (selbst noch bei Prosimiern und vielen Affen) und zieht sich seitlich von den Stellknorpeln hin. Dieser Zustand erhält sich in ziemlicher Verbreitung. Mit der Ausbildung des sogenannten Epiglottisknorpels, vorzüglich am

medianen Abschnitt der Falte, gewinnt dieser schon anfänglich bedeutendere Theil noch mehr die Oberhand, und dann zweigt sich vom seitlichen Faltenzuge eine mehr medial verlaufende Falte als *Plica ary-epiglottica* zum oberen Ende der Stellknorpel. Diese neue Falte tritt anfänglich noch mit den ursprünglichen zusammen auf (vergl. Fig. 201), aber allmählich gelangt die letztere zur Reduction.

Fig. 205.



Epiglottisknorpel von Erinaceus europaeus. *B.S* Knorpelbasis. *L.m* Mediane Platte. *Pr.cun* Processus cuneiformis. *J* mediane Spalte. (11|1.) (Nach GÖPPERT.)

Die größere *Ausdehnung des Epiglottisknorpels* ist bei vielen Säugethieren erwiesen, auch seine Ausbildung in einen medianen und zwei laterale, durch einen vorderen Ausschnitt von ersterem abgegrenzte Abschnitte (Fig. 205 *Pr. cun*), aus welchen am Kehlkopfe ein besonderer Knorpel, welcher längst als *Cartilago cuneiformis*, Wrisberg'scher Knorpel gilt, hervorgeht. Dieser ist somit ein Abkömmling des Epiglottisknorpels (GÖPPERT).

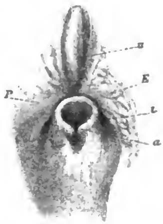
Auch die übrigen Bestandtheile des Larynx erfahren manche Modificationen. Am *Schildknorpel* erhält sich in der Trennung der beiden Seitenplatten der niedere Befund (bei Sirenen). Die Ausbildung der Hörner bietet sehr wechselnde Zustände. Die unteren fehlen bei manchen ganz (Felis Lynx), sind dagegen sehr bedeutend bei Cetaceen, indess die oberen bei Wiederkäuern (Cervus) sehr ansehnlich sind. Vorn offen erscheint der *Ringknorpel* bei den Cetaceen, während er bei Balaena hinten ohne deutliche Grenze in die mit einander verschmolzenen Trachealknorpelringe übergeht (SANDIFORT). Obwohl im Allgemeinen von dreiseitiger Form, bieten die *Stellknorpel* doch nicht unbedeutende Differenzen.

Als nicht unwichtige Eigenthümlichkeit ist die Durchbohrung der Platte des Schildknorpels anzuführen, weil sich darin eine Spur der Zusammensetzung aus zwei Stücken kund giebt. Ein solches *Foramen thyreoideum* findet sich bei sehr vielen Säugethieren aus fast allen Abtheilungen, wie längst bekannt, auch beim Menschen verbreitet und dient dem Durchtritte des N. laryngeus superior (DUBOIS), während es bei den Prosimiern. wie bei den Affen und dem Menschen nur zuweilen vorkommt und dann von einer Arterie durchsetzt wird. Der phylogenetische Vorgang, welcher zwei ursprünglich discrete Bogentheile des Kiemenskelets zu einem einzigen — eben dem Thyreoid — sich verschmelzen lässt, ist ontogenetisch zusammengezogen, da der Schildknorpel des Menschen nur aus einem Visceralbogen, dem vierten, entsteht (HIS). Die Entwicklung findet erst durch die Vergleichung volles Verständnis.

Die Gestaltung der **Epiglottis** ist selbst innerhalb mancher Ordnungen sehr mannigfach, im Allgemeinen entspricht ihre Form der ihr zu Grunde liegenden

Knorpel. In Anpassung an den vorderen Raum des Kehlkopfes ist sie meist rinnenförmig gekrümmt, am freien Rande nicht selten zugespitzt, oder auch mit diesem Rande nach vorn zu umgebogen (Schweine, Wiederkäuer).

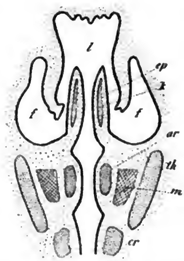
Fig. 206.



Aditus laryngis von **Pithecus satyrus** juv., dorsal gesehen. *P* weicher Gaumen. *l* freierRand. *u* Uvula. *E* Epiglottis derselben. *a* Arytaenoid.

Wenn auch in dieser Einrichtung im Allgemeinen ein Schutzapparat für den Kehlkopfeingang liegen mag, derart, dass sich der Kehldeckel beim Verschlingen eines Bissens über jenen Eingang zurücklegt, so ist doch die Hauptleistung *im Dienste der Athmung*, wie schon oben dargestellt ist. Die Epiglottis verlängert den Kehlkopfeingang gegen die Choanen und tritt in nähere Beziehung zum weichen Gaumen, welcher bei der Mehrzahl der Säugethiere sich *vor* ihr herabsenkt. Dadurch, aber nicht minder da, wo das Velum palatinum hinter ihr liegt (so beim Gaumen), wird von der Nasenhöhle aus über die Hinterfläche des weichen Gaumens hinweg *ein continuirlicher Weg zum Kehlkopf* gebildet, für dessen Offenbleiben die Derbheit der Epiglottis von großer Bedeutung ist. Demgemäß erscheint die Epiglottis keineswegs allgemein als ein beweglicher Deckel, selbst da, wo sie nicht mehr die Arytaenoidknorpel seitlich umgreift, sondern auf den vorderen Eingangsraum beschränkt ist. Das giebt sich selbst noch bei Affen kund, wo sie beim Orang (Fig. 206 *E*) den Kehlkopf wirklich röhrenförmig verlängert.

Fig. 207.



Frontalschnitt durch den Kehlkopf eines 6,5 cm großen Beuteljungen von **Halmaturus**. *ep* Epiglottis. *k* Knorpel derselben. *th* Thyreoid. *cr* Cricoid. *ar* Stellknorpel. *m* Musc. thyr.-arytaenoideus. *l* Cavum pharyngonasale. *f* Fauces.

Für den Speiseweg bestehen nicht minder wichtige Einrichtungen, wobei vor Allem der *weiche Gaumen* betheiligt ist. Sein Zustand erhält ihn anpassungsfähig an das unter ihm gleitende Nährmaterial, und die Art der Endigung des Arcus palatopharyngeus, so verschieden er auch in den einzelnen Abtheilungen sich darstellt, hat manche hierher gehörige Beziehungen. Dass er bei Monotremen schon am Larynx liegt, sei hier hervorgehoben. Denn hier lässt der freie Rand jenes Bogens eine Stelle frei (Fauces), durch welche Nahrung zur Speiseröhre gelangen kann, getrennt vom Aditus laryngis. Für die *Marsupialia* kommt den **Fauces** eine besondere Bedeutung zu, wie die nebenstehende Abbildung lehren kann. Der Luftweg ist durch die Epiglottis (*ep*) ins Cavum pharyngonasale (*l*) fortgesetzt, und lateral davon befinden sich beide Fauces (*f*), so *dass das Säugegeschäft fortgesetzt sein kann*, *ohne Unterbrechung durch die Athmung*. In mancher anderen Art

sind an jenen Wegen auch bei Placentaliern Modificationen der bekannten Strecken ausgeführt, wodurch die Concurrenz zweier wichtigen Functionen einen Ausgleich findet.

Ich lasse hier eine Darstellung der Metamorphosen folgen, welche die knorpeligen, dem Kiemendarm angehörigen Bogengebilde bei den *gnathostomen Wirbelthieren* eingehen. Bei dem Kehlkopf der Säugethiere haben die letzten dieser Veränderungen stattgefunden, wenn auch nur an einigen jener Bogen, desshalb mag hier ein *Überblick über das Ganze* gegeben werden, von welchem schon in Bd. I beim Skelet wie beim Hörorgan Manches hervorgehoben werden musste.

<table>
<tr><th>Primitive Bogen</th><th>Pentanche Selachier</th><th>Teleostei</th><th>Amphibien, Urodelen, Larven und Perennibranchiaten</th><th>Monotremen</th><th>Mammalia</th></tr>
<tr><td>I</td><td>Oberkiefer u. Unterkiefer</td><td colspan="2">Palato-Quadratum und Cartilago Meckelii</td><td colspan="2">Incus, Malleus und Cartilago Meckelii</td></tr>
<tr><td>II</td><td colspan="2">Hyoidbogen</td><td>Columella u. Hyoidbogen</td><td colspan="2">Äußeres Ohrskelet, Stapes Erster Hyoidbogen</td></tr>
<tr><td>III</td><td colspan="3">Erster Kiemenbogen</td><td>Erster Thyreoidbogen</td><td>Zweiter Hyoidbogen</td></tr>
<tr><td>IV</td><td colspan="3">Zweiter Kiemenbogen</td><td>Zweiter Thyreoidbogen</td><td rowspan="2">Cartilago Thyreoides</td></tr>
<tr><td>V</td><td colspan="3">Dritter Kiemenbogen</td><td>Dritter Thyreoidbogen</td></tr>
<tr><td>VI</td><td colspan="2">Vierter Kiemenbogen</td><td>Kiemenbogen-Rudiment</td><td colspan="2">Epiglottisknorpel</td></tr>
<tr><td>VII</td><td>Fünfter Kiemenbogen (ohne Kieme)</td><td>Kiemenbogen-Rudiment</td><td>Cartilago lateralis</td><td colspan="2">Ary-crico-tracheal-Knorpel</td></tr>
</table>

Im Bereiche der von den Stellknorpeln zur Innenfläche des Schildknorpels sich erstreckenden Schleimhaut ergeben sich durch gewebliche Veränderungen der letzteren oder der Submucosa gleichfalls Sonderungen. So entsteht ein Faserknorpelstück als *Cartilago Wrisbergi* (C. cuneiformis) vor den Stellknorpeln, mit denen es auch Verbindung gewinnen kann. Es nimmt seine Entstehung aus der Anlage des *Epiglottis-Knorpels* (GÖPPERT), aus einem paarigen Fortsatz desselben. Es kommt in verschiedenen Zuständen vielen Ordnungen der Säugethiere zu. Am bedeutendsten bei Carnivoren (Ursus, Canis, Phoca). Allgemeiner ist ein dem Stellknorpel aufsitzendes, meist gebogenes Knorpelstück: *Cartilago Santoriniana*, welches vielleicht vom Stellknorpel sich abgliedert, vielleicht auch aus der Schleimhaut hervorgegangen. Bei platyrrhinen Affen steht es mit den WRISBERG'schen Knorpeln in Zusammenhang.

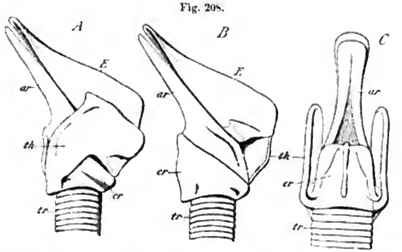
Zu den *Stimmbändern* (*Ligamenta vocalia*) ist der von der vorderen Spitze der Stellknorpel ausgehende Schleimhauttract verwendet, welcher zum Schildknorpel zieht. Elastische Modification der Schleimhaut charakterisirt diese Strecke, welche zugleich mehr oder minder faltenartig vorspringt und mit dem anderseitigen die *Stimmritze* (Glottis) begrenzt. Den Cetaceen sollen sie fehlen. Bei den meisten Säugethieren buchtet sich die Wandung oberhalb der Stimmbänder lateral zu einer Tasche aus

und lässt dadurch noch eine zweite Falte vom Arytaenoid zum Thyreoid ziehen, das *Taschenband* (Lig. vocale spurium).

Die zwischen Stimmband und Taschenband befindliche Ausbuchtung (*Ventriculus Morgagni*) ist der einfachere Zustand einer zu hohem Grade gelangenden Aussackung der Kehlkopfwand, wie solche Bildungen auch an anderen Localitäten des Larynx vorkommen. Bei einigen *Cetaceen* stülpt sich ein solcher Sack vorn zwischen Schild- und Ringknorpel vor (SANDIFORT), ebenda auch bei einigen vereinzelten Gattungen (Mustela furo, Hapale rosalia). Bei manchen Wiederkäuern sind solche Nebenräume des Larynx zwischen Schildknorpel und Zungenbein ausgedehnt (Cervus tarandus, Antilope dorcas u. a.; P. CAMPER). Große Verbreitung besitzen sie bei Affen. Ein unpaarer Sack tritt bei niederen Katarrhinen unterhalb der Epiglottis hervor und wird von dem meist ausgedehnten Zungenbeinkörper aufgenommen. Zwei aus den MORGAGNI'schen Taschen sich fortsetzende Säcke zeichnen die Anthropoiden aus. Klein beim Schimpanze, erreichen sie beim Orang und beim Gorilla einen bedeutenden Umfang, indem sie sich hier vom Halse bis in die Brustgegend, ja sogar in die Achselhöhle erstrecken (G. L. DUVERNOY), eine Ausdehnung, welche übrigens auch der unpaare Kehlkopfsack der anderen Katarrhinen erreichen kann (Semnopithecus nasicus, manche Cynocephalus-Arten).

Die bedeutendste, durch solche Aussackungen erzeugte Umgestaltung findet sich bei *Mycetes*. Die MORGAGNI'schen Ventrikel sind nach vorn ausgezogen und setzen sich hier in ein Paar von dem ausgebuchteten Schildknorpel aufgenommene Säckchen fort. Andere Taschenbildungen gehen von dem oberen Theile des Thyreoidsäckchens aus und legen sich in den Raum zwischen Hyoid und Epiglottis, während vom vorderen Theile des Thyreoid-Sackes sich eine andere Aussackung in den zu einer mächtigen »Bulla« ausgedehnten Zungenbeinkörper einbettet. Alle diese auch noch manche andere Modificationen der Structur des Kehlkopfes bedingenden Nebenhöhlen dienen als Resonanzapparate zur Verstärkung der Stimme.

Fig. 208.



Kehlkopf von Ziphius cavirostris. *A* von der rechten Seite, *B* ebenso nach Entfernung der rechten Hälfte des Thyreoid, *C* von hinten. *E* Epiglottis. *ar* Arytaenoid. *cr* Cricoid. *th* Thyreoid. *tr* Trachea. 1|4.

Über Mycetes s. SANDIFORT, Nieuwe Verhand. eerste Klasse, V. Deel.

Eine wichtige Veränderung erfuhr der Larynx der *Cetaceen* in Anpassung an die Lebensweise. Er hat hier die Function eines Stimmorgans aufgegeben und sich in seinem oberen Abschnitte dem in der Nasenhöhle gegebenen Luftweg (S. 295) adaptirt. Bei manchen Balänen zeigt sich die Epiglottis (Fig. 208 *E*) mit den Stellknorpeln in engerer Verbindung und stellt mit ihnen eine kurze Röhre vor, an deren Ende der relativ enge Aditus laryngis sich findet. Bei den Delphinen (Monodon, Delphinus) ist der noch in seinem ursprünglichen Werthe als wahrer Skelettheil bestehende Epiglottisknorpel sehr fest mit dem Schildknorpel vereinigt, ähnlich auch bei Hyperoodon, Ziphius u. a. Bei diesen sitzen die langen Stellknorpel fast unbeweglich dem Cricoid auf und nehmen den größten Theil des oberen Randes

desselben ein (Fig. 208 *B, ar*). Dorsal sind sie durch straffes Gewebe vereinigt, so dass sie eine tiefe Halbrinne umfassen, welche von dem ebenfalls sehr verlängerten Epiglottisknorpel in einen *Canal* umgewandelt wird. Der Epiglottisknorpel greift dabei auf $^3/_4$ seiner Länge seitlich über die Stellknorpel und lässt damit den Canal nur am freien Ende dieser Knorpeltheile sich öffnen. Durch diese Modification entsteht eine *röhrenförmige Verlängerung des Larynx*, welcher beim Athmen in die Choanen sich fügt.

Über den Kehlkopf der Cetaceen s. SANDIFORT in Nieuwe Verhandeling d. I. Klasse des Nieder. Institut, Deel III, 1831. Über eine vorn unterhalb des Ringknorpels bei einigen Cetaceen einmündende Drüse. Ferner RAPP, Cetac. Über den Kehlkopf der Säugethiere: L. WOLFF, De Organo vocis mammalium. Berol. 1812. 4. T. F. BRANDT, Observ. anatom. de mammalium quorundam vocis instrumento. Berol. 1826. 4. C. MAYER, Über den Bau des Organs der Stimme. N. A. Ac. L. Car. Vol. XXIII. P. II. S. auch HENLE u. d. Monographien. Von besonderer Wichtigkeit DUBOIS. Anat. Anzeiger I, No. 7 u. 8. M. L. WALKER. On the Larynx and Hyoid of Monotremata in: Studies from the Museum of Zoology in Dundee 1889. POULTON, Proceed. of the Zoolog. Soc. 1884. HOWES, Journal of Anat. and. Phys. Vol. XXIII. C. GEGENBAUR, Die Epiglottis. Vergleichend-anatomische Studie. Leipzig 1892. E. GÖPPERT, Über die Herkunft des WRISBERG'schen Knorpels. Morph. Jahrb. Bd. XXI.

Durch den Zutritt des Thyreoid zum Kehlkopfe empfängt auch dessen Muskulatur einige neue Instanzen, von welchen wir das Vorkommen eines *M. interthyreoideus* jederseits zwischen den beiden Thyreoidbogen der Monotremen als eine Stütze der Deutung jener Theile hervorheben. Ein *M. crico-thyreoideus* ist erst von den placentalen Säugethieren erworben und zwar vom Constrictor pharyngis inferior her, welcher sich mit seiner Insertion zum Thyreoid fortsetzte und dadurch unter Beibehalten gemeinsamer Innervation vom übrigen Constrictor sonderte.

Aus dem Bestande der von niederen Zuständen her ererbten eigentlichen Larynxmuskeln sind reichere Muskeln gesondert worden. Den *Dilatator laryngis* repräsentirt ein M. crico-arytaenoideus, welcher bei Cetaceen und den Aplacentalia auch noch vom unteren Horn des Schildknorpels entspringt (*M. cerato-crico-arytaenoideus*) und durch diese Beziehung zu einem Theile des Visceralskelets an jene bei Amphibien und Reptilien bestehenden Ursprünge vom Zungenbein erinnert. Aber schon bei den Edentaten ist der Ursprung auf die Cricoidplatte concentrirt, womit der Muskel als *M. crico-arytaenoideus posticus* sich darstellt.

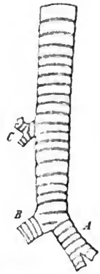
Der in niederen Abtheilungen vorhandene *Constrictor laryngis* bietet eine Sonderung in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt, indem die Stellknorpel als trennende Theile erscheinen. Der ventrale Abschnitt (*Thyreo-ary-cricoid*) geht bei Placentaliern theilweise in den dorsalen über (Ary-crico-procricoideus) und inserirt am Cricoid (als Crico-thyreoideus internus). Bei den Placentalia ist die Sonderung vollständiger ausgeführt, und der ventrale Theil des Constrictor stellt den *Thyreo-arytaenoideus* und *Crico-arytaenoideus lateralis* vor, indess der dorsale Theil aus dem Ary-procricoideus unter Reduction des Procricoidknorpels den *Interarytaenoideus* hervorgehen lässt.

Über die Muskulatur s. Beschreibungen in den meisten der den Kehlkopf behandelnden Schriften. Zahlreiche Thatsachen mit Vergleichung enthält die Hauptschrift von M. FÜRBRINGER, Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskulatur. Jena 1875. Auch DUBOIS, l. c.

§ 330.

Die **Luftröhre** der Säugethiere zeigt sich bezüglich der Länge fast allgemein von jener des Halses abhängig und bietet in der Regel in ihrem meist knorpelig bleibenden Skelet dorsal mehr oder minder weit offene Halbringe. Der Abschluss der Luftröhre findet also hier durch eine Membran statt, die auch die Knorpelringe unter einander verbindet. Dieser Zustand gewinnt bei bedeutender Annäherung der dorsalen Enden der Knorpelringe an einander durch Übergreifen der Enden größere Festigkeit (z. B. Hyäne, Sus, Phoca) und ersetzt dadurch vollständige Ringe, welche nur in vereinzelten Gattungen vorkommen.

Fig. 209.



Trachea, Kalb. *A*, *B* Bronchi, *C* dritter Bronchus.

Eigenthümlich ist die Anordnung der Knorpel in einer Spiraltour bei den Sirenen und einem Theile der Cetaceen, während bei anderen eine Trennung der Trachealknorpel an der Vorderfläche eine Besonderheit bildet (Balaena). Die Delphine zeigen eine solche Trennung nur am ersten Ringe.

Im Allgemeinen kommt die Structur der **Bronchi** mit jener der Trachea überein und mit Modificationen ist dieses auch auf die Äste der Bronchi fortgesetzt, denen wir bei der Lunge begegnen. Die Länge der Bronchi ist in der Regel nicht bedeutend, ansehnlich nur bei Ornithorhynchus, wozu Hystrix durch beträchtliche Kürze der Bronchi einen Gegensatz bildet. Meist besteht bezüglich des Calibers, der Länge der Bronchi und endlich auch der Größe des Abgangswinkels derselben eine beiderseitige Differenz. Das ist bedingt durch die Concurrenz mancher anderer benachbarter Organe, von welchen dem Verlaufe des Arcus aortae über den linken Bronchus eine hervorragende Bedeutung zukommt. Aus dieser Überlagerung entspringt die häufige Kürze des rechten Bronchus und ein frühzeitiger Abgang von Ästen von demselben. Der erste Ast des rechten Bronchus kann daher dicht an der Theilungsstelle der Trachea oder sogar von der Trachea selbst entspringen, so dass man dann drei Bronchi aufzuführen pflegt (Wiederkäuer und Delphine). Der sogenannte dritte Bronchus, besser als accessorischer rechter bezeichnet, geht bei Wiederkäuern (Fig. 209) nach vorn zu, weit entfernt von der Endtheilung der Trachea ab, etwas schwächer als der Hauptast, und kommt sehr bald wieder getheilt dem rechten oberen Lungenlappen, vielmehr dessen Abschnitten zu.

Auch manche andere Abweichungen der *Luftröhre* entsprechen Anpassungen. Am kürzesten ist sie bei den Cetaceen, wo sie durch die Reduction des Halses fast ganz in den Thorax verlegt wird. Die bedeutendere Länge bei Bradypus wird durch eine *Krümmung der Luftröhre* ausgeglichen, welche sie kurz vor der Bifurcation ausführt. Sie bildet nämlich eine von links nach rechts gehende Schlinge mit unterer Convexität und lässt den aufsteigenden Schenkel dieser Schlinge ventralwärts und nach hinten sich umbiegen und dann in die Endtheilung übergehen. Die Bedeutung dieser Einrichtung ist unbekannt.

Eine Theilung der Trachea durch ein Längsseptum ist bei Helamys (Pedetes) beobachtet. Vollständige Knorpelringe bestehen bei manchen Marsupialiern Phalangista fuliginosa, am ersten Abschnitte der Luftröhre von Galiopithecus und Lemur, und einigen Nagern (Castor, Aguti) und Robben.

Sowohl bei vollständigen als bei unvollständigen Ringen kommt eine Verbindung von Ringen nicht als Seltenheit vor, besonders im letzteren Falle. Manchmal ist dadurch die Continuität des Trachealskelets auf einer großen Strecke verfolgbar, wie z. B. beim Menschen. Darin spricht sich ein Rest des alten Zustandes des Skelets der Luftwege und die Entstehung aus der primitiven Cartilago lateralis aus, aus welcher alle hier bei den Luftwegen in Betracht kommenden Knorpelstützen entstanden. Die scheinbare Variation hat hier ihre Grundlage in der Vererbung, und damit schwindet das Willkürliche der Erscheinung.

In der *Membrana trachealis* besteht eine Schicht glatter Muskelfasern mit transversalem Verlauf.

Von den Lungen.

Amphibien, Reptilien und Säugethiere.

§ 331.

Nachdem wir die niederen Formen der Lungen bei den Dipnoern als, so weit bis jetzt erkennbar, ohne *directen* phyletischen Zusammenhang mit höheren Formen beurtheilt und demgemäß aus der Reihe der höheren Zustände jenes Apparates ausschieden (S. 225), gelangen wir zur Betrachtung der letzteren. Wir treffen diese zuerst bei den Amphibien, wie früher bemerkt, als paarige, schon in ihren einfachsten Befunden durch ihre Lage vor den Dipnoer-Lungen verschiedene Gebilde. Während die Lungen der Dipnoer in ihrer ganzen Länge der Dorsalwand der Rumpfcavität angeschlossen waren, derart, dass das Peritoneum sie nur ventral überkleidet, kommt den Amphibien-Lungen eine *freiere Lage* zu. Mit einem serösen Überzug versehen, ragen sie in die Leibeshöhle und sind durch eine Duplicatur jener Serosa nach mesenterialer Art an die dorsale Leibeswand befestigt.

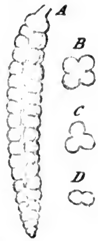
Vergrößerung der inneren Oberfläche ist das Princip der Structur der Lunge, denn es handelt sich hier um eine Steigerung der Function der respirirenden Fläche, an welcher das Blut zum Gasaustausch mit der atmosphärischen Luft seine Vertheilung in einem dichten Capillarnetz nimmt, unter möglichster Minderung der das Blut von der Luft trennenden Gewebsschicht. Die äußere Wandfläche ist nur passiv an den Gestaltungen der Binnenfläche betheiligt, aber die Wandung selbst ist von Bedeutung, da sie für die Vergrößerungen im Innern stützende Unterlagen liefert.

An der Mündung stehen bei den niederen Urodelen (Proteus, Menobranchus) die beiden Lungen unter einander in weitem Zusammenhang, über den hinaus nach vorn zu jede Lunge noch einen Fortsatz bildet. Nach hinten erstreckt sie sich als ein allmählich sich verengender, zuletzt vor dem blinden Ende wieder erweiterter Sack. Die linke Lunge übertrifft die rechte an Länge. Die Innenfläche

entbehrt noch der flächenvergrößernden Einrichtungen, so dass die respiratorische Bedeutung der Organe auf einer niederen Stufe stehen mag.

Auch bei Amphiuma besteht eine ungleiche Länge beider Lungen, während sie bei Siren einander gleich kommen. In der Weite halten sie sich an den einzelnen Strecken in ziemlicher Übereinstimmung. Cryptobranchus und Menopoma zeigen jede Lunge am Beginne mit einem engeren Halse versehen, der auch bei den Salamandrinen und den Anuren besteht. In den niedersten Zuständen bei Proteus und Menobranchus beginnt die Oberflächenvergrößerung. Längszüge, von denen rechtwinklige Querzüge abgehen, welche nach den Zwischenräumen hin sich ramificiren, erzielen jene Veränderung und geben zugleich die Bahnen für die Blutgefäße ab, die sich in jenem Balkenwerk verzweigen. Man kann an den stärkeren Trabekeln eine mehr oder minder regelmäßige Anordnung wahrnehmen; dadurch wird an das Verhalten der Schwimmblase von Lepidosteus erinnert. Bei den *Salamandrinen* bietet sich eine Teilung der Lunge in größere, haustraähnliche Buchtungen, besonders in den Jugendzuständen dar. Jede Lunge ist in eine regelmäßige Folge von Ausbuchtungen zerlegt, zwischen denen auf jeder der beiden Seitenflächen ein die Blutgefäßstämme führender Längsstreif sich hinzieht (Fig. 210 *A*). Auf dem Querschnitte treffen wir terminal nur zwei Buchtungen (Fig. 210 *D*). Gegen den weiteren Raum der Lunge zu finden sich drei und vier Haustra, indem jetzt zu den zwei Längszügen zwei neue hinzugekommen sind (Salamandra). Bei anderen besitzen sie glatte Oberflächen (Triton). So erscheint ein sehr niederer Zustand. Die Lunge ist eine einfache Fortsetzung des Luftweges, aus dem sie entstand, Buchtungen der Wand beginnen die Complication im Dienste der Athmung.

Fig. 210.



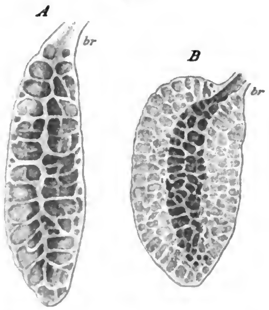
Lunge von Salamandra maculosa juv. *A* Lunge, *B*, *C*, *D* Querschnitte derselben.

Mit der Zunahme des Maschenwerkes an Dichtigkeit geht das einfache Verhalten verloren, welches in der Regelmäßigkeit der Anordnung der Haustra besteht. Durch den Fortgang dieses Processes der Bildung von leistenartigen Vorsprüngen wird die gesammte Innenfläche allmählich mit einer wabenartigen Bildung bedeckt, die innerhalb größerer Felder kleinere und kleinste Felder aufweist.

Bei Tritonen noch wenig entfaltet, ist die Einrichtung bei Salamandra und anderen auf eine hohe Stufe getreten, so dass der gesammte Umfang der Lunge in kleinere und kleinste Räume zerlegt wird. Am proximalen Theile der Lunge ist dieser Vorgang intensiver als am distalen aufgetreten. Durch das Vorrücken der Scheidewände nach innen zu wird der centrale Raum der Lunge beschränkt. So sehen wir ihn sehr reducirt bei Salamandra, wo er einen die Längsachse der Lunge durchsetzenden Canal vorstellt. Er ist in der Figur im Längsschnitt vorhanden (Fig. 211 *A*), dessen Wand von zahlreichen Öffnungen durchbrochen ist. Diese führen in die ziemlich großen Alveolarräume der Wand. Auch bei den *Anuren*

findet sich eine stufenweise Ausbildung, welche bei Rana mindere, bei Bufo bedeutendere Vergrößerung der respiratorischen Fläche entstehen lässt (Fig. 211 *B*). Wir unterscheiden dann an der Lunge die weitere Binnenhöhle, welche durch den Lungenhals mit der Stimmlade communicirt, und eine jene Höhle umgebende, ziemlich gleichmäßige alveoläre Schicht. Durch zahlreiche, ziemlich dicht gereihte Öffnungen communiciren die größeren und kleineren Räume der Alveolärschicht mit dem mittleren weiten Lungenraume. Wir wollen beachten, dass die allmähliche Zunahme des Balkenwerkes bei den Amphibien *zur schärferen Sonderung eines Binnenraumes der Lunge führt, welche physiologisch den Luftwegen zugetheilt wird, mit denen er frei communicirt. Er repräsentirt eine Fortsetzung des Luftweges ins Innere der Lunge*, und diesem hier erst im Entstehen begriffenen Raum begegnen wir weiter unten wieder am Stammbronchus.

Fig. 211.



A Lunge von Salamandra maculosa und *B* Bufo vulgaris. Durchschnitte in der Länge. *br* Bronchus.

Bei den *Gymnophionen* besteht eine Anpassung der Lungen an die Körperform darin, dass die rechte Lunge sehr kurz, die linke von beträchtlicher Länge ist. Die Oberfläche wird durch Querbalken vergrößert, welche von einem Längszuge ausgehen.

Obwohl die Lungen der Amphibien in der Regel äußerlich einer Scheidung größerer Abschnitte entbehren, so bestehen doch in manchen Fällen Andeutungen hiervon, wie z. B. bei Pipa, wo nach vorn zu eine secundäre Aussackung statt hat. Bei den Aglossa sendet das Balkennetz der Lungenwand noch besondere spitze Vorsprünge aus.

Die Lunge von Salamandrinen kann auch eine *Rückbildung* erfahren, wobei zum Ersatze die Respiration von Strecken der Kopfdarmhöhle geleistet wird, nachdem jede Spur von Kiemen verschwunden ist. Auch die Luftwege mit dem Kehlkopf sind dabei betroffen (Desmognathus, Plethodon). (H. H. Wilder, Zoolog. Anz. Bd. IX. XII.) Darin spricht sich eine noch geringe Beständigkeit der Organe bei diesen Amphibien aus.

Bezüglich der *feineren Lungenstructur* ist für das Balkenwerk außer den Blutgefäßen die Verbreitung reichlicher glatter Muskelzellen zu erwähnen. Auf die Balken setzt sich von den Luftwegen her wimperndes Cylinderepithel als Überkleidung fort und vertheilt sich von da auf alle kleineren Leisten, während die Alveolarräume zwischen den Leisten von einfachem Plattenepithel überzogen sind. In dem Cylinderepithel der Trabekel sind einzellige Drüsen (Becherzellen) in großer Verbreitung anzutreffen.

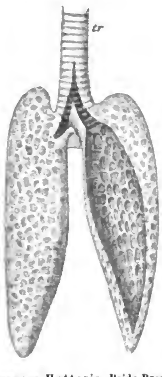
S. meine Mittheilung im Arch. f. Anat. u. Phys. 1863, S. 157.

Während bei den Amphibien das Athemgeschäft der Lungen bei jenen mit persistirenden Kiemen getheilt wird und bei allen auch dem äußeren Integument

noch eine Theilnahme daran zukommt, so sind diese beiden Factoren bei den Reptilien zum Wegfall gekommen. Die Lunge wird ausschließliches Athmungsorgan. Dadurch wird sie auf höhere Stufen der Ausbildung geleitet, die in den einzelnen Abtheilungen keineswegs gleichartig ist.

Anknüpfungen an die Amphibienlunge sind bei den *Lacertiliern* am auffälligsten, und bei vielen besteht in dem Verhalten des Netzwerkes an der Innenfläche bedeutende Ähnlichkeit mit jenen. Doch ist in der fast allgemein vorhandenen Ausbildung eines vorderen Abschnittes der Lunge eine von nun an dauernde Einrichtung angebahnt. Dadurch wird die Verbindung mit dem Bronchus vom vorderen Ende der Lunge mehr nach der Mitte zu verlegt, wie das am meisten bei den Monitoren ausgeprägt ist. Auch in der Lage bestehen Veränderungen, insofern die Lungen mit einer Strecke ihrer Wandung der Dorsalwand des Rumpfes angeschlossen sind. Dabei bleibt der größere Theil der Lunge frei in die Leibeshöhle ragend, indem er nur mit einer Peritonealduplicatur dorsal Verbindung bekommt. Die Lungen erhalten dem entsprechend nur einen theilweisen serösen Überzug. Der dorsale Anschluss ist am vollständigsten bei Monitoren. In der Binnenstructur findet sich eine große Reihe von Ausbildungsstadien dauernd repräsentirt. Meist ist das Netzwerk der Innenfläche am vorderen Abschnitte reicher als hinten, so dass ein Gegensatz zwischen beiden sich darstellt. Am reichsten ist die alveoläre Ausbildung bei den Monitoren entfaltet, so dass wir diesen Zustand besser an jenen der Crocodile reihen.

Fig. 212.



Lunge von Hatteria. Beide Bronchi sind geöffnet, ebenso die linke Lunge der Länge nach.

Wie der Einfluss der Körperform resp. der Form und Ausdehnung der Leibeshöhle sich in der allgemeinen Gestalt der beiden Lungen geltend macht, so kommt er bei größerer Ausdehnung der Leibeshöhle in die Länge in einer Rückbildung einer Lunge zum Ausdruck. Bei den schlangenähnlichen Formen der Scincoiden und Chalcididen, sowie bei den Amphisbänen ist die rechte Lunge die längere.

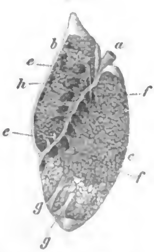
Die verhältnismäßig einfachsten Zustände der Lunge treffen wir bei den *Rhynchocephalen* (Hatteria). Hier beginnt aber bereits der Übergang der Bronchi in die Lungen in einem anderen Verhalten, als es bei Amphibien sich fand. Der Bronchus setzt sich nicht unter das oberste Lungenende fort, sondern vor der Verbindungsstelle mit dem Bronchus erstreckt sich die Lunge in einen Vorsprung und verlegt die Verbindung mit dem Bronchus etwas distal (Fig. 212.) Dieser Zustand gelangt in immer weiterer Ausbildung bei den Reptilien zur Herrschaft. *Er wird als Hilus unterschieden, bedingt durch die Entfernung des Herzens*, welches in den Thorax getreten, seine großen Gefäßstämme über die

Bronchi dorsalwärts und von da sogar wieder caudalwärts entsendet, so dass die Trachealverbindung der Lunge in die gleiche Richtung gehen muss. Was bei Hatteria noch im Anfange liegt, hat bald bedeutende Ausbildung, die nicht mehr verloren geht. An ihrer gesammten Innenfläche sind sie mit einem großen Maschenwerke versehen, in dessen Räumen sich feinere Maschen finden. Dadurch wird der gemeinsame Binnenraum nur am vorderen Zipfel der Lunge bedeutender eingeengt.

Etwas selbständiger ist bei Lacerta eine Längsreihe von Fächern am lateralen Lungenrande ausgebildet, indess sonst nur kleinere bestehen. Eine solche Reihe größerer Fächer tritt auch bei Geckonen hervor, jedoch in etwas anderer Anordnung. Solche Zustände der Ausbildung größerer Fächerreihen durch weitere Entfaltung der Scheidewände nach innen hin sind in mannigfaltiger Weise bei den Sauriern verbreitet, lassen aber den Hauptraum noch unberührt.

Einer Scheidung derselben begegnet man bei Stellio, wo von unten und außen eine Scheidewand nach oben und innen zieht, bis zur Mündung des Bronchus. Dieser mündet somit in die beiden großen Räume der Lunge, von denen der hintere untere wieder durch eine den Bronchus nicht erreichende Scheidewand in zwei Fächer zerfällt. Die *totale Scheidung der Lunge* besteht auch bei *Iguana* (Fig. 213); sie ist aber verbunden mit einer beginnenden Scheidung des hinteren Raumes in drei Fächer und mit der Ausbildung zweier Reihen von größeren Alveolen im oberen, vorderen Raume. Bei allen diesen Sonderungen des Binnenraumes in größere Abschnitte bleibt die Wandung derselben mit kleineren Maschen und dadurch abgegrenzten Alveolen bedeckt.

Fig. 213.



Linke Lunge von Iguana. *a* Bronchus. *b* hinterer, kleinerer, *c* vorderer, größerer Lungensack. Durch die Communication *h* an der Mündung des Bronchus in der schrägen Scheidewand ist eine Nadel geschoben dargestellt. *e* Alveolen längs der Scheidewand im vorderen, *f* im hinteren Sacke. *g* unvollkommene Scheidewände im unteren Theile des vorderen Sackes. (Nach J. F. Meckel.)

Das gilt auch von *Chamaeleo*, in dessen Lunge zwei Septa, ein laterales längeres und ein mediales kürzeres gegen die Mündung des Bronchus ziehen, welcher somit in drei durch die Septa getrennte Abschnitte der Lunge sich öffnet. Diese Räume stehen aber am distalen Ende der Septa mit einander in weiter Communication, die Zerlegung der Lunge in einzelne größere Räume ist nicht vollständig. Die alveolare Ausbildung der Wand ist, wie bei fast allen Lacertiliern, in der Nähe der Bronchialverbindung und von da ab nach vorn hin am vollständigsten, sie nimmt in distaler Richtung derart ab, dass hier nur sehr weitmaschige, Blutgefäße führende Vorsprünge vorkommen. Eine beachtenswerthe Eigenthümlichkeit zeigt sich bei Chamaeleo in *Fortsatzbildungen der Lunge*. Bei verschiedenen Arten (aber auch bei den Individuen keineswegs immer gleichmäßig) treten vom hinteren und vom medialen Theile der Lunge meist einfache, zuweilen auch getheilte Zipfel ab, welche zwar mit Luft gefüllt sein können, jedoch bei der spärlichen

Blutgefäßvertheilung für die Respiration keinen hohen Werth besitzen. Sie sind jedoch von Wichtigkeit, *weil sie die Lunge in einer neuen Beziehung zeigen, in der Erweiterung ihres Gebietes durch Bildung luftführender Fortsätze unter partieller Aufgabe ihrer ursprünglichen Verrichtung.*

Die Vorbereitung zu diesem Verhalten sehen wir in der Abnahme der respiratorischen Leistungsfähigkeit der Lunge gegen deren hinteres Ende hin in großer Verbreitung unter den Lacertiliern durch die geringe Binnenraumvergrößerung und spärlichere Blutgefäßvertheilung zum anatomischen Ausdruck gebracht.

Über die Athemorgane von Chamaeleo s. WIEDERSHEIM. Über die Lungen der Saurier, auch bezügl. Chamaeleo vorzüglich: J. F. MECKEL, Deutsches Arch. für die Physiologie. Bd. IV, Heft I. 1818. S. auch dessen Vergl. Anat. Bd. VI.

Der aus der Vergleichung der mannigfachen Zustände der Lunge der Lacertilier sich ergebende Differenzirungsgang zeigt vor Allem einen *von der Peripherie des Organs* n a c h i n n e n z u *und zwar gegen die Bronchialmündung fortschreitenden Process.* Aus der Menge von einander wenig verschiedener Alveolen erlangen einzelne, oft reihenweise angeordnet, einen größeren Umfang, sie werden weiter und auch tiefer, indem die Septa mehr nach innen gewachsen sind. So entstehen größere Abschnitte, die man als *Fächer* bezeichnen kann, zumal sie bei einem gewissen Umfange selbst wieder Alveolen bergen. Durch bedeutendere Ausbildung der Septa gegen den Bronchus zu sind einzelne Fächer zu größeren Abschnitten geworden, und indem hier Reihen von Alveolen zu größerer Ausbildung gelangen, hat aus dem ursprünglich gemeinsamen Binnenraum jener Lunge *ein System von Luftwegen* sich zu sondern begonnen, welches aus dem Bronchus sich fortsetzt. Der letztere mündet in 2—3 oder mehr größere Räume, und in diese öffnen sich wieder kleinere, deren Wandungen Alveolen tragen. Dieser Sonderungsprocess ist jedoch nicht gleichmäßig über die ganze Lunge vertheilt, vielmehr bleiben in den einzelnen Fächern immer größere Wandstrecken mit Alveolen bedeckt, die sich nicht zu Complexen ausbilden.

Gegen diese bei der Mehrzahl der Lacertilier bestehende *bronchopetale Differenzirungsart* scheinen die Befunde von Chamaeleo zu sprechen, wo von der Bronchialmündung aus Scheidewände durch die Lunge ziehen. So könnte man die Genese der Luftwege in der Lunge als vom Bronchus ausgehend betrachten. Die Bedeutung dieses Falles tritt jedoch gegen die bei den übrigen Lacertiliern vorhandenen Structuren völlig in den Hintergrund. Chamaeleo verlangt also auch hier, wie in so vielen anderen anatomischen Befunden, eine besondere Beurtheilung und ist keineswegs zur Aufhellung der phyletischen Entstehung der Luftwege der Lunge verwerthbar. Die Umbildung des distalen Theiles der Lunge zu den erwähnten Fortsätzen steht wohl mit der Eigenthümlichkeit der Anordnung der Septa in Connex.

Bei den *Schlangen* hat die Anpassung der Lungen an die Form der Leibeshöhle dasselbe Ergebnis wie bei den schlangenartigen Lacertiliern, indem eine Lunge das Übergewicht über die andere empfängt. So kommt es zur *Rückbildung einer Lunge,* was in verschiedenen Stadien sich zeigt, und nach ihrem gänzlichen Verschwinden führt die Luftröhre in einen einfachen Lungensack, welcher in der Regel von bedeutender Länge ist. Beide Lungen, wenn auch von sehr ungleicher

Länge, sind bei den Peropoden vorhanden. Auf geringen Umfang reducirt ist eine Lunge von Tropidonotus, Trigonocephalus u. a. Nur eine Lunge hat sich erhalten bei den meisten Giftschlangen (Vipera, Hydrophis, Acrochordus). Bei diesem Verhalten ist die Grenze zwischen Lunge und Luftweg fast vollständig verwischt, indem eine Knorpelhalbringe tragende Fortsetzung der Trachea sich eine Strecke weit längs der Lunge herab erstreckt und somit an die letztere lateral sich anschließt. Dann hat es den Anschein, als ob die Lunge sich auf die Trachea fortgesetzt hätte, die mit zahlreichen Öffnungen mit der ersteren communicirt. An dieser Strecke sind knorpelige Bogen den vorhergehenden Knorpelringen gefolgt.

In der Ausbildung der respiratorischen Oberfläche zeigt sich der vordere Abschnitt der Lunge dem hinteren überlegen, sowohl beim Bestehen zweier Lungen als auch beim Vorhandensein einer einzigen. Am vorderen Abschnitt öffnet sich z. B. bei einem Typhlops (Fig. 214) der kurze Bronchus in einen weiten Raum, welcher von einer verschieden mächtigen alveolären Schicht gleichmäßig umgeben ist. Grübchen an der Wandung der Binnenhöhle bieten Gruppen von Mündungen der in die Alveolärschicht sich erstreckenden kleineren Höhlungen. Es besteht somit hier ein ähnlicher Zustand wie bei manchen Amphibien (Bufo, Salamandra), und wie dort *fassen wir den centralen Binnenraum als Fortsetzung der Luftwege auf*, denn erst von ihm aus vertheilt sich die aufgenommene Luft in die respiratorische Alveolarschicht.

Fig. 214.



Lunge von Typhlops. *a* Bronchus. *b* vorderer Theil der Lunge mit tiefen Alveolen. *c* Einschnürung. *d* hinterer Theil d. Lunge, mit Querwänden. (Nach J. Fr. Meckel.)

Nach hinten zu verliert die Alveolarschicht allmählich an Dicke und verändert besonders an der langen Lunge auch ihre Structur, so dass die Maschen des Balkenwerks immer weiter und die dadurch abgegrenzten Räume seichter werden. So kommt es unter *Erweiterung des Lungensackes* zu ganz niedrigen, wabenähnlichen Vorsprüngen, woran in manchen Fällen ganz glatte Strecken sich reihen. Diese in etwas anderer Art auch bei Sauriern (Chamaeleo) vorhandene Einrichtung kommt hier zur *Bildung eines der Respiration entfremdeten Abschnittes der Lungen*, welcher von Gefäßen des Körperkreislaufes versorgt wird (Hyrtl). Die vorn allgemein bedeutendere Alveolarstructur der Lungenwand ist also hier zu dem hinteren Abschnitt der Lunge in den lebhaftesten Gegensatz getreten.

Die Bedeutung der verbreiteten, bei den Peropoden sehr ausgebildeten Einrichtung ist nicht sicher bekannt. Wahrscheinlich dient der respiratorische Abschnitt als *Luftbehälter*, dessen Inhalt während der Ruhezeit dieser Schlangen nach und nach verbraucht wird.

Über diese Verhältnisse s. Hyrtl, Strenua anatomica de novis pulmonum vasis in ophidiis. Pragae 1837.

Die *Rückbildung einer Lunge* betrifft keineswegs stets die der gleichen Seite, so dass die Sonderung noch innerhalb der Abtheilung der Schlangen erworben sein

muss. Bei Boa besteht nur eine geringe, bei Python eine bedeutendere Größendifferenz. Daran knüpfen sich rudimentäre Zustände der einen Lunge, bis zum völligen Schwunde derselben. Solche Rudimente sind bei vielen Schlangen beobachtet, z. B. bei Tropidonotus natrix, Coluber variabilis u. a. Beim Bestehen nur einer Lunge und der Fortsetzung der Trachea längs derselben ist in der Regel die alveoläre Structur auf diese Strecke beschränkt, und der folgende Abschnitt der Lunge ist mit glatten oder wenig maschigen Wänden ausgestattet. Die Reihe der Halbringe, welche die Wand stützen, endigt mit dem Übergange der alveolären Strecke in die rein membranöse. Dass es sich hier in Wirklichkeit nicht um eine Fortsetzung der Trachea auf die Lunge, sondern um eine *Modification der Trachea* handelt, geht aus der Verbindung des Lungenrudimentes mit dem Ende jener Trachealstrecke hervor (z. B. bei Crotalus). Dies stimmt auch mit der Lage jenes trachealen Lungenabschnittes überein. Sehr weit an der Lunge läuft bei *Typhlops* die Reihe der Knorpelhalbringe herab, und hier ist sogar ein Zustand der Quertheilung einer Lunge ausgebildet (Fig. 214), indem ein vorderer Abschnitt der Lunge durch eine engere Strecke von einem hinteren gesondert ist. An letzterem besteht, so weit die Knorpelspangen reichen, eine Scheidung in hinter einander gelegene Kammern mit alveolärer Wand. Bei Hydrophis ist die Wand der einfachen Lunge mehr gleichmäßig gefächert. Die Lunge besitzt aber ebenfalls mehrere sackartige Erweiterungen.

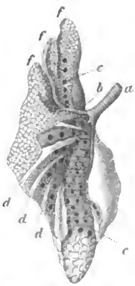
Cantor, Transact. Zoolog. Soc. Vol. II.

§ 332.

Nicht bloß durch die höhere Ausbildung der zu den Lungen führenden Luftwege, sondern auch durch die Vervollkommnung der Lunge selbst mittels reicherer Gestaltung ihrer respiratorischen Flächen stellen sich die *Varanen* und die *Crocodile* über die übrigen Reptilienabtheilungen.

Bei Monitor und Verwandten lagert die Lunge der dorsalen Rumpfhöhlenwand an und ist nur ventral vom Peritoneum bedeckt. Darin ist der bei den übrigen Sauriern bestehende Zustand etwas weiter gebildet. Bei den Crocodilen findet sie sich in ähnlicher Lage, allein sie besitzt einen vollständigen serösen Überzug, welcher sich zur Auskleidung einer *Pleurahöhle* fortsetzt. Damit tritt eine neue Einrichtung auf, die bei keinem der Reptilien bestand. Auch die Sonderung der Lunge geht einen etwas anderen Weg.

Fig. 215.



Rechte Lunge eines Varanus (Monitor). *a* Bronchus. *b* oberer kleiner Ast, geöffnet. *c* unterer Ast (Stammbronchus), geöffnet. *d* von ihm abgehende Äste. *e* von *b* abgehende Äste, welche sich in weite Säcke *f* öffnen. (Nach J. Fr. Meckel.)

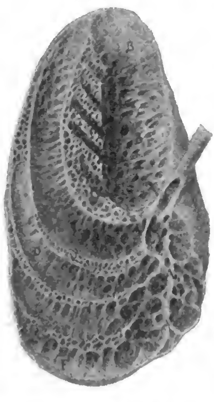
Die *Varanen* knüpfen enger an die Lacertilier an. Der in der Regel ziemlich lange Bronchus führt ziemlich weit vom vorderen Ende der Lunge entfernt in Canäle, welche theils nach vorn, theils nach der Seite, theils nach hinten die Lunge durchziehen. Der nach hinten führende weiteste und längste Canal zweigt 3—4 kleinere in lateraler Richtung und in parallelem Verlaufe ab. Von diesen Canälen führen Öffnungen, in den engeren in Reihen geordnet, in alveolär gebuchtete Fächer, während die Canäle selbst in weite getrennte Säcke mit alveolärer Wandung übergehen.

Wir sehen hier die *Ausbildung von Luftwegen* in den Lungen als wesentlichen Fortschritt. Jene Canäle sind Fortsetzungen des Bronchus, und die davon ausgehenden Äste setzen die Luftwege weiter fort. Bei manchen Eidechsen war das schon angebahnt, aber jene Wege in der Lunge fanden sich noch mit Alveolen besetzt, tragen somit noch nicht den reinen Charakter der Luftwege. Bei den Varanen ist dieser vollständiger ausgeprägt. Von dem primitiven Zustande bleibt jedoch in der alveolären Auskleidung der Säcke ein Rest bestehen, und dieser ist durch die Weite der Maschen am hinteren Ende der Lunge am meisten ins Auge fallend.

Die Lungen der *Crocodile* zeigen, von einem Pleurasacke umgeben, den Hilus ähnlich wie bei Varanus nach abwärts gerückt, so dass er fast der Mitte der Länge des Organs entspricht.

Auch in der *Structur der Lunge* (Fig. 216) giebt sich bei den Crocodilen ein Anschluss an die Monitoren zu erkennen, indem der in das Innere distal fortgesetzte Bronchus unter Zunahme seiner Weite an seiner hinteren und lateralen Wand von einer Anzahl größerer und kleinerer Öffnungen durchbrochen wird, welche in eben so viele von den benachbarten gesonderte Kammern der Lunge führen. Damit Hand in Hand bestehen die Knorpelspangen des Bronchus nur eine Strecke weit innerhalb der Lunge, an der vorderen Bronchuswand. Jene Öffnungen bieten eine *reihenweise Anordnung*. Sie führen in weite Räume, welche wieder zu engeren leiten, deren Wandung mit Alveolen besetzt ist. Die erste der Öffnungen führt in eine solche vorwärts bis zur Lungenspitze sich ausdehnende Kammer (s. Fig. 216), welche die weiteste ist und deren laterale Wand die Mündungen zahlreicher lateral gerichteter Räume trägt, indess medial wie terminal nur ein Netzwerk von Balken Vorsprünge bildet. Die folgenden Öffnungen führen in lateral und wiederum nach vorwärts gerichtete Röhren, deren überall durchbrochene Wandungen Alveolen in verschiedener Combination aufnehmen. Aus der bedeutend erweiterten, bis ans distale Ende der Lunge verlängerten Fortsetzung des Bronchus gehen ähnliche Röhren ab, welche theils gleichfalls lateral, theils medial zu alveolär umwandelten Abschnitten führen. Endlich gehen vom Bronchus sowie von dessen Fortsetzung ventralwärts sich richtende alveoläre Kammern ab. Wie bei den Monitoren verliert auch hier die alveoläre Structur überall gegen

Fig. 216.



Lunge von Alligator in einem die Anordnung der Luftwege darstellenden Schnitte. (1/2.)

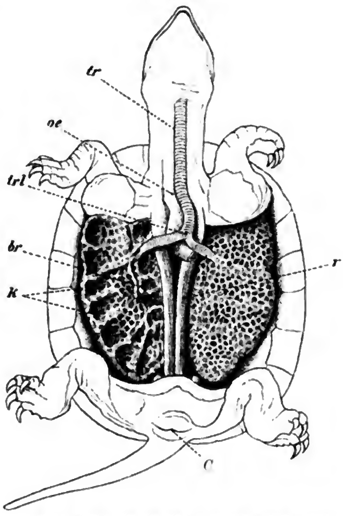
die Oberfläche der Lunge ihre Dichtigkeit, und es zeigt sich schließlich unmittelbar unter der Oberfläche nur ein oft grobes Balkennetz an der Wand, der primitive Zustand der Reptilienlunge bleibt hier erhalten.

Das Charakteristische der Lunge der Crocodile tritt darin hervor, dass erstlich eine Fortsetzung des Bronchus in die Lunge besteht, welche zwar das Skelet ihrer Wand sehr bald einbüßt, aber doch als weiterer Raum bis zum hinteren Ende verfolgbar ist. Ein zweiter wichtiger Punkt liegt in dem *reihenweisen Abgang* von Röhren, die nach der Peripherie der Lunge sich vertheilen und, obwohl an ihren Wandungen mit alveolären Abschnitten besetzt, doch mehr den Luftwegen angehören. Endlich ist der Umstand von Bedeutung, dass die einzelnen größeren Kammern oder Röhren terminal in weitere, nur von grobmaschigen Wandungen abgegrenzte Abschnitte führen, was schon bei Varanus bestand.

Die Zahl der vom Stammbronchus und seiner Fortsetzung abgehenden Kammern beträgt 11–13, 9 beim Gavial, 7 bei Alligator sclerops. Doch zeigen sich hierin auch individuelle Schwankungen.

S. Rathke, Entwicklung der Crocodile, wo sich auch die bis jetzt genauesten Angaben über den Bau der Lunge finden.

Fig. 217.



Luftröhre mit den Lungen von Emys in situ. Ventrale Ansicht. *tr* Trachea. *trl* Theilung der Trachea in die beiden Bronchi. Der rechte ist in die ventral geöffnete Lunge verfolgt (*br*). *k* Kammern der Lunge. *oe* Ösophagus. *r* Muskel. *C* Cloake.

Den *Schildkröten* kommt mit veränderter Lage der Lungen ein bedeutender Fortschritt in deren Ausbildung zu. Die Lungen erstrecken sich im Leibesraume längs der Rückenwand nach hinten bis in die Region des Beckens, wobei nur ihre ventrale Fläche vom Bauchfelle überkleidet wird.

Sowohl medial als auch lateral erstrecken sich Scheidewände nach dem Innern jeder Lunge und zerlegen den Binnenraum derselben in eine Anzahl von Fächern oder *Kammern*, wie wir sie wegen größerer Regelmäßigkeit nennen wollen, welche mit dem das Innere der Lunge durchsetzenden *Bronchus* communiciren. Der letztere, bald nur mit vereinzelten kleinen Knorpelstücken, bald auch mit

größeren Knorpeln ausgestattet, bietet demnach auf seinem Verlaufe eine Anzahl unregelmäßig angeordneter Öffnungen, welche in jene Kammern führen, und diese selbst sind wieder in alveoläre Räume verschiedener Ordnung gesondert.

In diesem Verhalten ist die Lungenstructur, wie sie bei den Amphibien begann, dadurch weiter geführt, dass nicht bloß die alveoläre Wandschicht sich weit ins Innere erstreckt, sondern dass der bei Amphibien, wie bei vielen Eidechsen und Schlangen noch indifferente Binnenraum, der in den des Bronchus sich fortsetzt, auch zu einer structurellen Fortsetzung des letzteren sich gestaltete. Jener Raum ist dadurch *zu einer wirklichen Fortsetzung des Bronchus* geworden. Die durch die Ausmündung der Lungenkammern, besonders gegen das Ende hin irreguläre Beschaffenheit seiner Wand entspricht dem ganzen doch noch ziemlich primitiven Zustande.

In seiner fundamentalen Bedeutung giebt sich bei Reptilien eine gewisse Strecke der Luftwege innerhalb der Lungen als Stammbronchus zu erkennen, oder doch einem solchen entsprechend, wenn er auch noch nicht in der höheren Bronchialstructur erscheint. Es ist der Weg, welcher von der An- oder Eintrittsstelle des Bronchus in die Lunge bis zu deren hinterem Ende verläuft. Durch die Entstehung des vordersten Abschnittes der Lunge in Folge eines Herabrückens des Hilus muss jener Abschnitt von *nach vorn* gerichteten Bronchien versorgt werden, und der Stammbronchus kann nicht mehr durch die ganze Länge der Lunge bestehen. So sehen wir ihn bei Varanus und beim Alligator, bei beiden terminal in ein lockeres Alveolargewebe fortgesetzt, nachdem seitlich oder nach vorwärts gerichtete Äste ihm entsprangen.

Im Wesentlichen verhalten sich die Schildkröten wenig anders, doch durchzieht der den Stammbronchus vorstellende Theil hier eine längere Strecke. So ist in sehr verschiedenen Befunden der ursprüngliche Zustand erkennbar.

Die Ableitung des speciellen Verhaltens der Schildkröten von den niederen Formen lässt an keine derselben speciell anknüpfen, denn die Kammern sind bei den Schildkröten in viel geringerer Anzahl vorhanden, als die Zahl der mit dem Binnenraume communicirenden größeren Alveolarcomplexe beträgt. Man hätte sich also vorzustellen, dass etwa aus Zuständen, wie sie die Lunge vieler Amphibien und der Lacertilier bietet, durch Zusammenfassen je einer Anzahl von Alveolargruppen mittels neuer, sie nach innen zu umgrenzender Vorsprünge eine Minderung der Mündung in den centralen Binnenraum eingetreten sei. Die Zahl der großen Kammern ist übrigens bei Chelonia bedeutender als bei Testudo. Die Reihe der lateralen, den größten Theil der Lunge darstellenden Fächer beträgt bei der erstgenannten Gattung ca. 14, bei der letztgenannten meist nur 7—8.

Durch den Ausschluss der rigiden Körperwand von jeder Betheiligung an dem Mechanismus der Athmung wird der letztere sehr schwer verständlich, besonders hinsichtlich der Inspiration, während für die Exspiration eine den Peritonealüberzug der Lungen theilweise begleitende Muskelschicht, das *Diaphragma*, sowie Theile des *M. transversus abdominis* in Function stehen.

Die Lungen der Säugethiere bieten durch manche Punkte eine bedeutende Weiterentwicklung der bei Reptilien angetroffenen Einrichtungen. Von Pleurasäcken umschlossen nehmen sie die seitlichen Hälften der Thoraxhöhle ein, und

wenn sie ihre Einbettung in besondere seröse Cavitäten mit den Lungen der Crocodile theilen, so liegt doch in der Ausdehnung der vorderen Brustwand eine Verschiedenheit. Dazu kommt noch die *Scheidung* der *Brust-* und *Bauchhöhle* durch ein *muskulöses Zwerchfell*, das von großer Wichtigkeit für den Vollzug der Athmung ist. Durch den in der Thoraxhöhle gebotenen, nur durch die Einbettung des Herzens in dieselbe Cavität einigermaßen beschränkten Raum bestimmt sich die äußere Form jeder Lunge. Da sie längs der dorsalen Fläche ihre größere, längs der ventralen ihre geringere Länge darbieten, wird an die allgemeine dorsale Lage, wie sie bei Reptilien besteht, erinnert, und bei den Cetaceen ist dieses Verhältnis in Anpassung an die schräge Lage des Zwerchfelles am meisten ausgeprägt. In der ersten Anlage wiederholt sich das ursprüngliche Verhalten, indem die Luftwege sich terminal zur einfachen Lunge fortsetzen, welche deren Ende vorstellt.

Der einheitliche Zustand jeder Lunge, wie er von den Amphibien an mit einzelnen Ausnahmen von manchen Lacertiliern bestand, bleibt nur in einigen Abtheilungen erhalten. Ungetheilt ist jede der beiden Lungen bei den Cetaceen und den Sirenen, bei den Einhufern und bei Elephas, Rhinoceros und Hyrax. Bei der großen Mehrzahl kommt es also zu einer Theilung der Lungen in einzelne mehr oder weniger selbständige Lappen. Diese Lappenbildung betrifft nur die rechte Lunge bei den Monotremen, manchen Beutelthieren und vielen Nagern und ist an dieser Lunge im Allgemeinen reicher durchgeführt, wenn auch an der linken Lunge eine Theilung auftrat. So kann die rechte Lunge in 3, 4, 5, ja sogar 6 Lappen (Hystrix) sich spalten, während die linke stets eine Minderzahl (5 bei Hystrix) besitzt. In dieser Individualisirung größerer Bezirke des Organs liegen keine tiefergreifenden Momente, und aus der großen Mannigfaltigkeit der Befunde in den verschiedenen Abtheilungen ersehen wir nur, dass eine Vergleichung dieses oder jenes Lappens der einen Lunge mit denen der anderen Lunge überaus unfruchtbar ist. Was diesen Verschiedenheiten zu Grunde liegt, ist noch unermittelt.

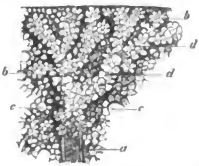
In der *Structur* der Lunge der Säugethiere sind die einfacheren Einrichtungen der Reptilien weitergeführt, und wir vermögen, ungeachtet mancher Modificationen, eine von dorther sich ableitende Gemeinsamkeit des Baues zu erkennen. Sie beruht aber nicht auf dem Vorhandensein eines sogenannten Stammbronchus, in welchen der aus der Theilung der Trachea entstandene Bronchus im Lungenhilus sich fortsetzt (Aeby), sondern in zahlreichen Ästen (*Bronchi*), die theils dorsal, theils ventral gerichtet, sich wieder in kleinere und kleinste Zweige (*Bronchioli*) theilen. Nach der Mächtigkeit der Lappenbildung sind jene Äste sehr different, und es bedarf noch genauerer Untersuchungen, als sie bis jetzt vorhanden sind, um hier zur vollen Einsicht zu gelangen.

Wie bei den Schildkröten setzt sich das Knorpelskelet vom Bronchus in die Lunge fort und zeigt da ringförmige Stücke oder Halbringe auch an den größeren der Äste des Stammbronchus. Die Knorpelstücke verlieren mit der Verzweigung jene Gestalt und sind weiterhin nur noch in unregelmäßiger Form vorhanden. Die letzten Bronchialverzweigungen (Bronchiolen) verzweigen sich wieder in terminal erweiterte, aber blind endigende Röhren mit alveolärer Wand (Alveolargänge).

An diesen Enden der Luftwege in der Lunge findet die Verbreitung des respiratorischen Gefäßnetzes statt; sie bilden, zu Läppchen vereinigt, die kleinsten Lufträume, deren Buchtungen — eben die Alveolen — ihnen ein traubenförmiges Aussehen verleihen können. In der Ausbildung dieser letzten Abschnitte bestehen wieder mancherlei Abstufungen.

In diesem Baue der Lunge erscheint die Zerlegung des gesammten Binnenraums in kleinere und kleinste Räume — wenn wir vorläufig von den Vögeln absehen — auf die höchste Stufe gelangt. Die damit Hand in Hand gehende Sonderung der Räume in bloße Luftwege und in alveoläre Räume, die der Respiration dienen, ist bedeutend weiter als bei den Reptilien fortgeschritten. Während dort, z. B. bei den Schildkröten, ein Hauptbronchus sich nur in kurze Äste fortsetzte, die sehr bald in weitere alveoläre Räume übergingen, so sind hier unter fortgesetzter Scheidewandbildung aus jenen Fächer oder Kammern der Lunge darstellenden Abschnitten den Bronchialzweigen angeschlossene Strecken zu Fortsetzungen der Bronchien geworden, welche nach der Peripherie zu wieder in neue Zweige sich theilten. Diese Zerlegung größerer Abschnitte der Lunge in immer kleinere luftführende Räume hält bei manchen Säugethieren auf einer früheren Stufe inne, wie z. B. bei den Sirenen, in deren Lungen noch sehr geräumige Abschnitte fortbestehen (A. v. Humboldt).

Fig. 218.



Schnitt aus einer mit Alcohol gefüllten und gehärteten Lunge von *Felis catus*. *a* Bronchialzweig. *b* Endbläschen. *c* Alveolargang im Querschnitt, *d* im Längsschnitt. (13|1.) (Nach Fr. E. Schulze.)

Während wir ungeachtet der größeren Complication der Säugethierlunge dieselbe hinsichtlich des Typischen ihrer Structur an die mancher Reptilien anzureihen im Stande sind, ergeben sich divergente Zustände bei der Vergleichung mit der Lunge der Vögel.

Die vom Haupt- oder Stammbronchus abgehenden Äste nehmen in ihrem Kaliber distal allgemein ab. Hierin besteht bei manchen Säugethieren eine ziemliche Gleichmäßigkeit (Ornithorhynchus, Phascolomys) als niederer Zustand, indess bei anderen der erste Bronchialast oft sich in bedeutenderer Ausbildung sowohl im Kaliber, als bezüglich der Knorpelringe darstellt. So kommt es denn zum *Anschein einer Theilung des Bronchus* bei seinem Eintritt in die Lunge. Ein solch starker Ast ist häufig mit der Lappenbildung der Lungen combinirt, findet sich oft dem rechten Bronchus zugetheilt und entspringt meist nahe am Anfang des Bronchus, der den Stammbronchus vorstellt, wodurch die Länge desselben Beschränkung erfährt. So verhält es sich bei den meisten Säugethieren. Dieser Bronchus nimmt aber auch einen höheren Ursprung von der Theilungsstelle der Luftröhre oder von letzterer selbst. Dieses sehen wir bei Auchenia, wo er nicht weit vom Trachealende abgeht, indess bei anderen Artiodactylen die Abgangsstelle weiter an der Trachea emporgetreten ist und viele Cetaceen

ein ähnliches Verhalten darbieten. Dann scheint ein dritter Bronchus vorzuliegen, der jedoch nur als eine selbständiger gewordene Abzweigung vom rechten zu gelten hat.

In dem Verhalten der beiden Äste der Lungenarterie zu den Bronchien finden sich Zustände, welche die Bronchien in eparterielle und hyparterielle sondern ließen (AEBY). Bei einigen Säugethieren tritt jeder der beiden Äste der Lungenarterie unterhalb des ersten vom Hauptbronchus abgehenden Bronchus hindurch; es bestehen dann zwei eparterielle Bronchien. Dies findet sich bei Phoca, Bradypus, Equus, Elephas. Nur rechtsseitig besteht ein eparterieller Bronchus bei der überwiegenden Mehrzahl der Säugethiere, während gar kein eparterieller Bronchus bei Hystrix vorkommt. Es dürfte aus der Verschiedenheit der Formen, bei denen die Arterie einen von der Mehrzahl abweichenden Verlauf bietet, zu ersehen sein, dass in dem Verhalten des Lungenarterienastes kein Charakteristicum für die Werthbestimmung der einzelnen Bronchien gewonnen werden kann. Denn die Gleichartigkeit des Verhaltens bei Phoca, Elephas, Equus und Bradypus ist doch sicher nicht von einer engeren Verwandtschaft dieser Thiere ableitbar, und wenn Hystrix allein unter den Nagern nur hyparterielle Bronchi besitzt, so ist daraus nicht zu folgern, dass es die eparteriellen sammt dem betreffenden Lungengebiete verloren hat, ebensowenig als man aus der Verbreitung des Fehlens eparterieller Bronchien an der linken Lunge der meisten Säugethiere einen von dieser Lunge erworbenen Defect statuiren kann. Der morphologische Werth des Gefäßverlaufes kann hier nicht in der darauf gestützten Annahme verschwundener Lungentheile beruhen. Die Verschiedenheit der Art der peripheren Vertheilung der Arterien leitet sich auch hier von *Anpassungen* ab, für welche die Nachbartheile die Bedingungen abgeben. So wenig wir das Fehlen einer Mesenteria inferior bei manchen Säugethieren zur Behauptung des Fehlens des Dickdarmendes verwerthen können, ebensowenig kann der differente Verlauf der beiden Äste der Lungenarterie den beiden Lungen ihre Homodynamik absprechen und der einen die an ihr stattgefundene Rückbildung eines ganzen Abschnittes zusprechen, *wovon aus dem bekannten Entwicklungsgange des Organs gar nichts erwiesen ist.* Ebensowenig kann man bei einer solchen Vergleichung auf die *Vögel* recurriren und die hier bestehende größere Zahl eparterieller Bronchi als etwas im Zusammenhalte mit den Säugern Primitives deuten, denn das würde ja in den Vögeln die Vorfahren der Säugethiere annehmen lassen.

Wir sehen also die beiden Lungen der Säugethiere als zwei im Volum verschieden ausgebildete, aber desshalb doch einander *gleichwerthige* Organe an, welchen keineswegs ganze Abschnitte zum Ausfalle kamen.

Die Ausbildung des Knorpelgerüstes der Bronchien zeigt beachtenswerthe Differenzen. Sehr wenig entwickelt ist es bei manchen Beutelthieren, Prosimiern und Chiropteren und kann sogar gänzlich fehlen, auch bei einzelnen Affen (Mycetes). Sehr vollständig tritt es bei den Cetaceen auf. Bei den Walen besteht auch eine Communication der Bronchien unter einander, wie von älteren Beobachtern angegeben wird (J. HUNTER, MECKEL, RAPP).

Hinsichtlich der Lappenbildung der Lunge ist das nicht seltene Variiren der Zahl bei derselben Species beachtenswerth, wie es ähnlich auch beim Menschen bekannt ist. Anfänge von Lappenbildung kommen bei manchen Beutelthieren vor. Wie wenig morphologische Bedeutung die Lappenbildung besitzt, lehrt die große Verschiedenheit, die hierin bei den Primaten besteht. Der Orang entbehrt ihrer gänzlich.

Über die Architektur der Lungen s. AEBY, Der Bronchialbaum der Säugethiere, Leipzig 1880. Über die Entwicklung der Athemwerkzeuge bei Vögeln und Säugethieren:

RATHKE, Nova acta Acad. Leop. Vol. XIV; ferner die Lehrbücher der Gewebelehre und der Entwicklungsgeschichte. HIS.

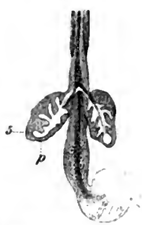
Während durch die Ausdehnung der beiden Lungen im Thoraxraume die Gestalt derselben bei den Säugethieren sich jenem Raume anpasst, wird der Thorax selbst wieder in die Dienste der Lungen gezogen. Er dient der Athmung, indem er durch seine Muskulatur Bewegungen ausführt, durch welche die in den Pleurahöhlen eingeschlossenen Lungen das Ein- und Ausathmen vollziehen. Der damit verknüpfte Mechanismus ward erst durch die Ausdehnung der Lungen an die seitliche und vorzüglich an die vordere Brustwand ermöglicht, da jene Bewegungen an letzterem Orte ihre bedeutendste Excursion entfalten. Die gleiche Veränderung der Lagebeziehungen der Lunge steht auch mit der *Ausbildung des Diaphragma* in Zusammenhang, in welchem ein nicht minder bedeutungsvoller Factor für die Athembewegungen besteht.

Lungen und pneumatischer Apparat der Vögel.

§ 333.

Die Lungen der **Vögel** theilen mit jener mancher Reptilien die dorsale Lage. Sie nehmen den oberen Raum des Thorax ein, unmittelbar an dessen Wand angelagert und hier theilweise in die Intercostalräume gedrängt, so dass an der dorsalen Lungenfläche Rippeneindrücke entstehen. An der ventralen, meist sogar etwas concaven Fläche jeder Lunge tritt der *Bronchus* ein und setzt sich hier unter allmählichem Verluste der Knorpelringe in einen in lateraler Richtung zum distalen Lungenrande verlaufenden, allmählich an Umfang abnehmenden Canal, den *Hauptbronchus* fort. Eine derbe Fascie bedeckt die vordere Lungenfläche, median bis zur Wirbelsäule reichend, vor dem Hilus der Lunge wird sie schwächer. Von den Rippen her treten auf diese Membran breite Muskelzacken, die an sie übergehen und dem Ganzen den Namen eines »*Zwerchfell*« (Diaphragma) geben ließen. Auch vom Sternum entspringt eine Zacke.

Fig. 219.



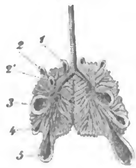
Anlagen der Lungen eines Hühnchens vom 7. Bebrütungstage. *p* Lunge. *5* Ende des Stammbronchus mit der Anlage des unteren abdominalen Luftsackes. (Nach SELENKA.)

Die von dem Stammbronchus in die Lunge abgezweigten Canäle verlassen denselben als reihenweise Öffnungen, von denen die größeren in zwei Gruppen angeordnet sind. Eine Reihe von vier Öffnungen liegt proximal an der medialen Seite des Bronchus, eine zweite Reihe folgt distal, mehr an der lateralen Seite. Aus der ersten Reihe entspringen vier Bronchien, die sich sämmtlich an der ventralen Lungenfläche in divergentem Verlaufe verzweigen (*Bronchi divergentes*, »*Bronches diaphragmatiques*« SAPPEY). Von der Reihe lateraler Öffnungen des Stammbronchus, die an Umfang terminal abnehmen, gehen in der Regel sieben Bronchien hervor, welche sich zur dorsalen Oberfläche der Lunge begeben und hier zu der medialen Lungenwand sich verzweigen

(»Bronches costales«, SAPPEY), der oberste mächtigste auch zur Spitze der Lunge. Außer diesen größeren Bronchen gehen vom Stammbronchus noch zahlreiche kleinere ab, die sich direkt in die Lungensubstanz einsenken, ohne, wie die größeren, vorher oberflächliche Bahnen einzuschlagen. In diesem Verhalten der Bronchialvertheilung prägt sich das Typische der Vogellunge aus.

In der Anlage der Lunge stellt sich die Entstehung der vom primordialen *Bronchus* abgezweigten *Bronchien* durch Sprossung dar. Aber nur ein Theil dieser Bronchialsprossen hält sich in dem Umfange der Lunge. Eine bestimmte Anzahl von Bronchien resp. von deren Anlagen wächst über die Peripherie der Lunge, und zwar an deren freier Vorderfläche hinaus (Fig. 220 *1—5*), und gewinnt, allmählich hohl werdend und durch die Communication mit der Lunge mit Luft sich füllend, neue Beziehungen. Diese Sprosse werden mit der Ausbildung der Lunge zu luftführenden Räumen, welche, theils in die Leibeshöhle sich entfaltend, Eingeweide umhüllen, theils über das Cölom hinaus in Skelettheile sich fortsetzen oder subcutane Verbreitung nehmen. Dass ähnliche Einrichtungen schon bei Reptilien bestanden, lehrt die Verbreitung pneumatischer Knochen bei Dinosauriern (MARSH). Aus solchen bronchialen Fortsätzen entstehen für die Ökonomie des Vogelorganismus außerordentlich wichtige Einrichtungen, die im Körper verbreiteten *Luftsäcke* und die *Pneumaticität* des *Skeletes*. Beides dient vor Allem einer Verminderung des specifischen Körpergewichts und lässt dadurch zugleich mit der Umbildung der Vordergliedmaßen und mit der Ausbildung des Federkleides das Flugvermögen entstehen.

Fig. 220.



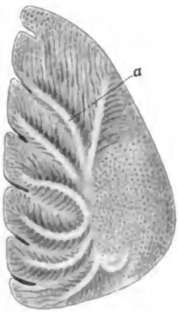
Lunge des Hühnchens vom 11. Bebrütungstage mit den Anlagen sämmtlicher Luftsäcke (*1—5*). (Nach SELENKA.)

Wir sehen somit die Athmungsorgane im Zusammenhange mit einer besonderen Art der Locomotion, die zwar nicht ausschließlich auf die Vögel beschränkt ist, jedoch hier den bei Weitem vollkommensten Grad der Ausbildung erreicht, und zwar nur unter der Herrschaft jener Beziehungen. Diese bei den Vögeln erworbenen Einrichtungen, deren Wesen auf der Aussendung von nicht respiratorischen, aber luftführenden Fortsätzen von der Lunge beruht, lässt Verknüpfungen mit gewissen Befunden der Reptilienlunge erkennen. Dort fand sich mehrfach die Ausbildung in Bezug auf die Athmung verschiedenwerthiger Abschnitte vor, und bei *Chamaeleo* bot die Lunge sogar Fortsätze an ihren der Athmung nur wenig dienenden Theilen. Aus solchen Fortsätzen der Lunge könnte man sich die Luftsäcke der Vögel hervorgegangen denken. Aber Chamaeleo kann desshalb doch nicht als das Prototyp für die Vogelorganisation gelten, denn wie die Lunge selbst dort schon in ihren Lagebeziehungen ganz andere Verhältnisse darbietet, so widerstrebt dem auch die Rücksichtnahme auf die gesammte Organisation. Viel nähere Ansprüche zur Vergleichung mit der Vogellunge hat die Lunge der *Varanen* und nicht minder auch der *Crocodile*. Bei gleicher dorsaler Lage bietet sich in dem Verhalten der Luftwege in den Lungen ein viel größeres Maß der

Ähnlichkeit als bei allen übrigen Reptilien. Neben dem reihenweisen Abgang von kleineren Canälen oder Bronchien aus den größeren ist es die Mündung der letzteren in weitere, mit einem gröberen Maschennetze versehene Räume, worin Anfangszustände für die Sonderung von luftführenden Fortsätzen der Lunge zu erkennen sind. Die bei den Vögeln sich vollständiger sondernden und in jeder Hinsicht vollkommener sich gestaltenden Einrichtungen bestehen also schon in der Lunge der Varanen angedeutet, und man kann sich vorstellen, wie eine derartig gebaute Lunge auch bei den Vorfahren der Vögel bestanden hat. Eine Vermehrung der Röhren, reichere Verzweigung derselben und neue, davon ausgehende luftführende Canälchen ließen den respiratorischen Körper der Vogellunge entstehen, während aus den respiratorisch minder bedeutsamen Endstrecken der Luftcanäle der Varanen Luftsäcke sich bildeten.

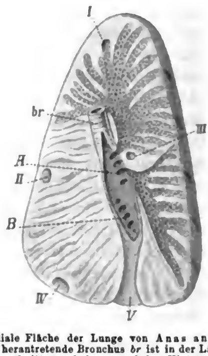
Von der dorsalen Oberfläche der Lunge giebt Fig. 221 eine Darstellung, an welcher sowohl die schon Eingangs erwähnte Anpassung an das Skelet, als auch die daraus entsprungene Anordnung der Bronchien zu ersehen ist. Hier spielt in der Vertheilung wieder eine intercostale Anpassung eine Rolle.

Fig. 221.



Rechte Lunge von Anas anser von der dorsalen Fläche. *a* ein Bronchus.

Fig. 222.



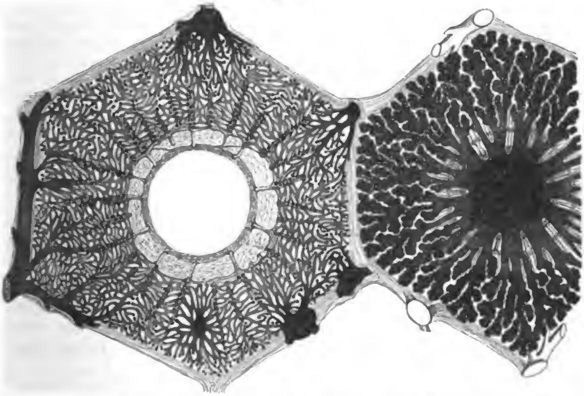
Mediale Fläche der Lunge von Anas anser. Der herantretende Bronchus *br* ist in der Länge aufgeschnitten und ebenso nach dem Hinterrande sich vertheilende Bronchien geöffnet. *A, B* vom Hauptbronchus abgehende Gruppen v. Bronchien. *I, II, III, IV, V* Abgangsstellen von Luftzellen.

Wie bei vielen Reptilien, ist auch bei Vögeln ein *Stammbronchus* ausgeprägt, welcher sich in der Länge der Lunge fortsetzt und in eigenthümlicher Anordnung die Bronchien entsendet. Ein Blick auf Fig. 222 lässt diesen zu einem Luftsack (*V*) führenden Stammbronchus sofort erkennen und seine Bedeutung verstehen.

Bezüglich der speciellen Structur der Vogellunge heben wir noch hervor, dass die vom Hauptbronchus aus der ersten Reihe von Öffnungen sich fortsetzenden

Bronchien, welche ventral ihre Verbreitung nehmen, in dieser Vertheilung gleichfalls ziemlich regelmäßige Zustände darbieten. Die Äste der ersten treten in drei Richtungen aus einander, ein Ast geht lateral, ein zweiter nach der Spitze der Lunge, ein dritter zum medialen Rand. Der letztere Ast kann auch den zweiten Bronchus dieser Gruppe vertreten, welcher in der Regel nur laterale Verzweigung besitzt. Der dritte Bronchus begiebt sich längs der ventralen Lungenfläche zum Hinterrande der Lunge und schickt eine Reihe von Zweigen zum medialen Lungenrande. Lateral vom dritten und parallel mit ihm verläuft der vierte schwächste, welcher viele, aber dünne Zweige nach dem lateralen Lungenrande abgiebt. Sämmtliche von der unteren oder lateralen Reihe von Öffnungen im Hauptbronchus entspringende Bronchien (Br. costales) nehmen zur Ausbreitung auf der dorsalen Lungenfläche eine etwas divergente Bahn (Fig. 222) und entsenden wieder Reihen von Zweigen. Ihr Gebiet nimmt vom ersten zum letzten an Umfang ab. Während an der der Oberfläche zugekehrten Seite

Fig. 223.



Zwei Parabronchien von Anas anser im Querschnitt mäßig vergrößert. An dem rechts gelegenen sind die Lufträume mit Injectionsmasse stark angefüllt und dunkel dargestellt, an dem linksseitigen sind die Blutgefäße von der Arteria pulmonalis aus injicirt. (Nach Fr. E. Schulze.)

aller dieser Bronchien nur eine alveoläre Beschaffenheit der Wandung besteht und dadurch an Zustände der Reptilien erinnert wird, gehen von den der Lunge angelagerten Flächen rechtwinkelig dicht stehende Canälchen ab, die sogenannten *Lungenpfeifen* (*Parabronchia*, Huxley). Solche entspringen auch direct vom Stammbronchus, an einer siebförmig durchbrochenen Stelle, welche lateral von der Mündungsreihe der hinteren Bronchien liegt.

Diese *Lungenpfeifen* bilden die Hauptmasse der Lungensubstanz. Es sind fast gerade verlaufende Röhren, die auf ihrem Verlaufe auch mit einander communiciren können, und deren Wandungen auf dem Querschnitte als sechsseitige Felder sich gegen einander abgrenzen (Fig. 223). Das cylindrische Lumen der Röhre ist von einer bedeutend dicken Wandschicht umgeben und entsendet in diese überaus zahlreiche radiäre

Canälchen, die auf dem Wege zur Peripherie der Wandschicht sich in verschiedener Art verzweigen und in diesen Verzweigungen alveolär gebuchtet sind. Diese terminalen Blindsäckchen sind die Enden der Luftwege in den Lungen. An ihnen vertheilt sich das respiratorische Capillarnetz, während die größeren Gefäße und Gefäßstämme in dem die Lungenpfeifen von einander trennenden interstitiellen Gewebe verzweigt sind. An den Enden der Pfeifen gehen in ähnlicher Weise jene radiären Canälchen ab. Durch den Abgang solcher Pfeifen von allen der Lunge zugekehrten Wandungen der Bronchien wird deren Wand auf diesen Strecken von zahlreichen Öffnungen durchbrochen und erscheint bei der dicht gedrängten Anordnung derselben wie ein Balkenwerk, welches an die bei manchen Reptilien bestehenden Verhältnisse erinnert.

Somit ist in der Vogellunge eine zwar sehr mannigfaltige, aber doch im Allgemeinen übereinstimmende Structur ausgeführt, welche alle übrigen an Complication übertrifft. Dadurch sind wir berechtigt, das Organ als vollkommenstes an das Ende der Lungengebilde zu stellen, wenn auch entfernte Vorbereitungen dazu bereits bei Reptilien bestehen, auch zu einem neuen Apparate, der von den Lungen ausgeht und uns in seinem Verhalten im folgenden Paragraphen beschäftigen soll.

Über den Bau der Lunge der Vögel: Fuld, de Organis quibus aves spiritum ducunt. Wirceb. 1816. Lereboullet, Anat. comp. de l'apparail respirat. des animaux vertébrés. Ed. Weber, Amtl. Bericht der Naturforscherverѕ. zu Braunschweig 1841. Guillot, Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Ann. des Sc. nat. 1846. Rainey, On the minute anatomy of the Lung of the bird. Medico-chirurg. Transact. T. XXXII. C. Sappey, Recherches sur l'appareil respiratoire des oiseaux. Paris 1847. Fr. E. Schulze in Stricker's Handb. der Gewebelehre.

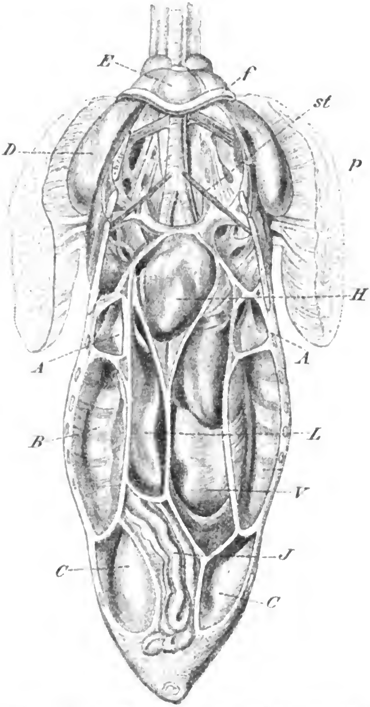
§ 334.

Durch die von der Lunge entsendeten Fortsätze, die schon während der Embryonalperiode entstehen, steht die Lunge mit den außerhalb ihres Umfanges befindlichen lufthaltigen Räumen in Zusammenhang, deren Wandungen aus jenen Fortsätzen entstanden. In diese Luftsäcke (*Cellulae aëreae*) münden dann mehr oder minder weite Öffnungen (*Infundibula*) an der ventralen Oberfläche der Lunge (Fig. 220 *1—5*), und zu diesen führen Bronchien, die ihrer Bedeutung gemäß erweitert sind und sich dadurch von den andern nur in feinen Verzweigungen innerhalb der Lunge fortgesetzten unterscheiden.

Diese Einrichtungen kommen *allen Vögeln* zu, den *Ratiten* und den *Carinaten*, wenn sie auch bei manchen der ersteren, z. B. bei Apteryx, minder entfaltet sind und auch bei Carinaten manche Modificationen darbieten. Was die Anordnung der Säcke betrifft, so unterscheiden wir nach der Lage zum Hilus der Lunge vordere und hintere. Ein großer vorderer Sack ist in der Regel unpaar im vorderen Thoraxraume (getheilt bei Apteryx) und umgiebt das Trachealende mit den beiden Bronchien, sowie die großen Gefäße nach vorn vor der Furcula, nach hinten mehr oder minder weit unter dem Sternum herab erstreckt: Interclavicularsack (*Thoracalsack* oder *Supracoracoidalsack*). Seitlich von ihm steigt je ein *Cervicalsack* am Halse empor. In Fig. 224 sind dieselben von außen zu sehen (*E*). Eine Ausstülpung davon begiebt sich in die Achselhöhle und ist daselbst in gefülltem Zustande (*D*) sichtbar. Hinter dem Lungenhilus liegen jederseits drei Säcke, welche zwischen der Leibeswand und dem Peritoneum sich entfalteten und letzteres in

medianer Richtung von der ersteren abdrängten, so dass daraus in sagittaler Richtung jederseits eine Scheidewand entstand, welche von der Seite her die eigentliche Peritonealhöhle mit Baucheingeweiden umfasst. Von diesen drei Säcken wird der vorderste als *vorderer*, der zweite als *hinterer diaphragmatischer Sack* unterschieden, weil sie beide von der diaphragmalen Fläche der Lunge ausgehen, der hinterste der drei seitlichen Säcke (Fig. 224 *A*, *B*, *C*) ist der *Abdominalsack*. Er reicht ins Becken und kann eine bedeutende Ausdehnung erlangen.

Fig. 224.



Rumpf von Anas im Frontalschnitt zur Darstellung der Luftsäcke. An Stelle der dünnen Wände dieser Säcke sind die Durchschnitte der abdominalen Säcke zur besseren Übersicht viel bedeutender dargestellt als im Original. *f* Furcula. *H* Herz in der Pericardialhöhle. *st* Musc. sterno-trachealis. *p* Brustmuskeln. *V* Magen. *L* Leber. *J* Dünndarm. *D*, *E* Thoracalsäcke (mit ihren vollständigen Wandungen). Die übrigen Säcke sind die abdominalen, welche zum Theil mit ihrem Inhalt dargestellt sind. *A*, *B*, *C* die hinteren diaphragmatischen Säcke. Nach vorn befinden sich andere Säcke. (Nach Ph. C. Sappey.)

Abzweigungen von den Luftsäcken dienen der Verbreitung der pneumatischen Einrichtungen und begeben sich an verschiedenen Örtlichkeiten aus der Leibeshöhle, um am Rumpfe oder an den Gliedmaßen sich fortzusetzen und zum Theil wiederum Säcke zu bilden. So steht, wie bereits bemerkt, mit dem Thoracalsack ein unter den Brustmuskeln (*P*) sich verbreitender Sack in Communication, eine andere Verbindung besteht mit einem seiner kleineren Säcke in ähnlicher Lagerung, und eine dritte Verlängerung setzt sich unter Scapula und Humerus fort und gelangt in den letzteren.

Ähnliche Abzweigungen gehen auch von den anderen Luftsäcken aus, z. B. vom Cervicalsack und vom Abdominalsack, wobei der Zusammenhang mit den Luftsäcken selbst immer durch kleine Öffnungen vermittelt wird.

Haben wir es hier bei solchen von den Lungen ausgehenden Fortsatzgebilden in erster Instanz mit Wachsthumsvorgängen zu thun, welche an den letzteren stattfinden, so ist die so gewaltige Ausdehnung des Gebietes luftführender Räume im und am Körper doch nicht ausschließlich auf jene Rechnung zu setzen, vielmehr kommen dabei auch noch andere Verhältnisse in Betracht. Das ist der Schwund interstitiellen Gewebes, welches die Verbreitung der Räume, ihre Fortsetzung auf weite Strecken hin möglich macht. Dadurch werden die Bahnen für jene neuen Luftwege vorbereitet. Am klarsten liegt das im Verhalten der Knochen zu Tage, wo der Eintritt pneumatischer Räume, die ins Innere sich entfaltend den Binnenraum der Knochen mit Luft gefüllt erscheinen lassen, an das Verschwinden des Knochenmarkes geknüpft ist. So zeigt sich die ganze Erscheinung im Zusammenhang mit Vorgängen, an denen der Gesammtorganismus innigen Antheil nimmt.

Die *Communication der Luftsäcke* mit den Lungen geschieht nach dem oben Dargelegten durch Fortsetzungen gewisser Bronchien, die bis zur Mündung an der Lungenoberfläche sich von den anderen durch bedeutendere Weite auszeichnen. Solche Bronchien sind die von der vorderen oder medialen Gruppe von Öffnungen ausgehenden, indem je ein Ast eines der drei ersten Bronchien unter Gewinnung bedeutenderen Kalibers zu einem Infundibulum führt. Vom ersten jener Bronchien zweigt sich die Verbindung mit dem Cervicalsacke ab, vom zweiten eine zum Thoracalsacke, vom dritten wird der vordere diaphragmatische Sack versorgt, während zum hinteren ein Bronchus aus der lateralen Reihe von Öffnungen im Stammbronchus leitet und der abdominale Sack vom Ende des Stammbronchus selbst die Luft empfängt.

Die Infundibulae der beiden letzten Säcke (hinterer diaphragmatischer und Abdominalsack) liegen unmittelbar am Lungenrande, noch im Bereiche der Muskelzacken, welche zum fibrösen Überzuge der ventralen Lungenfläche ziehen.

Hinsichtlich der Pneumaticität des Skeletes bestehen außerordentliche Verschiedenheiten. Zum Theile geht sie direct von den inneren Luftsäcken aus, zum Theile, so namentlich für die Gliedmaßen, wird sie durch Fortsetzungen der äußeren Luftsäcke vermittelt, die längs der Skeletabschnitte oder innerhalb derselben weiter schreiten können, bis zu den Endphalangen der Hand oder des Fußes und auf ihrem Wege in die Skelettheile selbst eindringen. Von einzelnen Knochen ist in der Regel der Humerus pneumatisch, auch das Coracoid, das Sternum, einzelne Abschnitte der Wirbelsäule und der Rippen, sowie auch das Becken. Das Femur wird gleichfalls sehr häufig pneumatisch getroffen, seltener die Furcula und noch seltener die Scapula. Steht auch die Ausbildung dieser Pneumaticität mit der Ausbildung des Flugvermögens in enger Beziehung, so wird letzteres doch nicht durch sie beherrscht, denn einerseits sind auch die des Fluges entbehrenden Ratiten (auch die Pinguine) mit pneumatischen Knochen ausgerüstet, während solche bei manchen vortrefflichen Fliegern, wie z. B. Seeschwalben und Möven, wenig oder gar nicht verbreitet sind. Diese Thatsachen dürfen jedoch nicht zu einer Unterschätzung der Einrichtung führen. Die Pneumaticität des Skeletes, ebenso wie die Luftsäcke, bildet eine die Ausbildung des Flugvermögens durch Entfaltung des Gefieders und Umbildung der Vordergliedmaßen fördernde Einrichtung, die sich auch nach dem Verlust jenes Vermögens bei den Ratiten nützlich erwies. Daraus entsprang ihre Conservirung. Im

Gegensatze hierzu mag bei anderen die bedeutende Ausbildung der eigenthümlichen Flugwerkzeuge einen Verzicht auf die Vervollkommnung der Pneumaticität des Skelets herbeigeführt haben, die bei den Vorfahren derselben ohne Zweifel ebenso wie bei anderen Vögeln bestand.

An der Pneumaticität der Schädelknochen sind die von der Lunge aus Luft empfangenden Räume entweder nur zum Theile oder gar nicht betheiligt. Dagegen geben sehr allgemein von der Nasenhöhle pneumatische Räume aus, auch von der Paukenhöhle und von der Tuba Eustachii.

Die *physiologische Bedeutung* der Luftsäcke und ihrer Fortsetzungen ist zwar in erster Reihe für die Locomotion durch den Flug ins Auge fallend, allein durch die Erleichterung des specifischen Körpergewichts wird sie keineswegs erschöpft (STRASSER). Durch die die Mündung größerer Bronchien aufnehmenden Luftsäcke findet jenseits der Lungen eine Aufnahme von Luft statt, welche hier zwar keine respiratorischen Zwecke erfüllt, allein bei der Compression der Säcke zur Ventilation der Lunge dienen kann. Es sind in unmittelbarer Nähe der Lunge befindliche Behälter, aus denen nach Bedarf geschöpft werden kann.

In anderer Beziehung lehrt die Anordnung der drei hinteren Luftsackpaare einen Einfluss auf die Statik des Vogelkörpers kennen. Indem sie zu beiden Seiten der Eingeweidemasse sich lagern, wird ihre Füllung die letztere nach der Medianebene drängen und *ändert so die Belastung des Körpers zu Gunsten der Herstellung des Gleichgewichtes.*

Die Fortsetzungen der Luftsäcke außerhalb der Leibeshöhle, am Halse wie an den Vordergliedmaßen, bilden auch eine Vergrößerung der Körperoberfläche, die beim Fluge durch Leistung größeren Widerstandes ohne Vermehrung der Belastung wirksam wird. Dass durch die Fortsetzungen der Luftsäcke in zahlreiche interstitielle Räume im Körper der Vögel ein räumlicher Ersatz für sonst jene Lücken füllenden Gewebssubstanzen (Bindegewebe, Knochenmark, Fett) geboten wird, ist gleichfalls von Bedeutung, weil daraus eine Ersparnis an jenes Gewebe ernährendem Material entspringt.

Im Baue der Luftsäcke besteht eine bindegewebige Grundlage mit reichen elastischen Netzen. Die Auskleidung bildet eine Schicht von Plattenepithel, während das wimpernde Cylinderepithel der Bronchien nur bis an die Infundibula reicht.

Aus der reichen Literatur über die Luftsäcke heben wir hervor: H. STRASSER, Über den Flug der Vögel. Jen. Zeitschr. Bd. XIX. S. auch SAPPEY, l. c. Ferner: CAMPANA, Recherches d'Anatomie et Physiologie de la Respiration chez les oiseaux. Anatomie de l'appareil pneumatique pulmonaire etc. Paris 1875. H. STRASSER, Morph. Jahrb. Bd. III.

Rückblick auf die Lungen.

§ 335.

In dem *phyletischen Aufbau der Lunge* tritt uns von den Amphibien an eine das Organ zu seiner höchsten Stufe begleitende Erscheinung entgegen, von der aus die mannigfaltigsten Zustände sich ableiteten, das ist die *Oberflächenvergrößerung*, die nicht wie bei der Differenzirung von Drüsenorganen nach außen hin, sondern nach innen zu fortschreitet. Das Causalmoment hierzu liegt in der *Bedeutung der Innenfläche des Organs*, an welchem die Wechselwirkung mit der aufgenommenen Luft stattfindet, Austausch der Gase des Blutes mit jenen der atmosphärischen Luft: Kohlensäure gegen Sauerstoff. Die Vergrößerung dieser inneren

Oberfläche durch leistenförmige Vorsprünge lässt sehr frühzeitig eine functionelle Sonderung auftreten, indem die Leisten zugleich Blutgefäßbahnen vorstellen, die der unmittelbaren Beziehung zur Athmung entbehren, indess die von ihnen abgegrenzten Alveolen das respiratorische Capillarnetz tragen. Die so beginnende Arbeitstheilung gelangt schon bei den *Amphibien* zu einer vollständigen Sonderung. Durch Vergrößerung der Leisten zu weiter einspringenden Septen und gleichzeitige Vermehrung der Alveolen treten Luftwege in der Lunge in einen Gegensatz zu den peripheren Alveolargebilden mit respiratorischer Bedeutung. Die Fortsetzung des Bronchus führt in einen die Lunge der Länge nach durchziehenden Raum, welcher ohne directe respiratorische Bedeutung *nur Luftweg* ist. Zahlreiche Öffnungen durchbrechen die Wand dieses axialen Raumes und führen in alveoläre Kammern. Man kann sagen, *dass der Bronchus sich in die Lunge fortgesetzt hat* und einen *Stammbronchus vorbildet*. Unter den *Reptilien* ist dieser Zustand bei den Schlangen einseitig ausgebildet. In den axialen Raum münden aber viel zahlreichere alveoläre Kammern ein, d. h. der respiratorische Theil der Lunge hat zugenommen. Manche Lacertilier zeigen eine selbständigere Ausbildung der alveolären Kammern. In den ursprünglichen Hauptraum münden dann mehrere weite Röhren, an denen sich der Bau des aus dem Bronchus fortgesetzten Hauptraumes darin wiederholt, dass ihre Wandung ebenfalls von Mündungen alveolärer Kammern durchbrochen ist. Die Luftwege sind dadurch weiter gesondert, dass sie mehr in der Lunge sich vertheilen. Auch bei Schildkröten kommt das zu Stande, und der *Stammbronchus erhält hier seine erste Ausbildung durch die Fortsetzung des Knorpelgerüstes von dem außerhalb der Lunge befindlichen Bronchus her*. Dieses Auftreten von Knorpel im Innern der Lunge leitet sich von einer Wanderung nicht etwa ganzer Knorpelstücke, sondern vielmehr nur chondrogener Formelemente, von außen her, ab. Es zeigt sich nämlich die Knorpelbildung an den Bronchialwänden zwar in verschiedenen Stadien vorgerückt, niemals aber durch längere knorpelfreie Stellen von den vollkommener knorpelig umwandeten Abschnitten des Bronchus entfernt. In der Zutheilung knorpeliger Stützen zur Wand des Bronchus liegt eine Fortsetzung der primitiven *Cartilago lateralis*, welche in einzelne Theile aufgelöst ist und auch so entsteht, nachdem sie längst die Einheit zu Gunsten größerer Vervollkommnung der Grenzen verloren hat.

Bei den Reptilien beginnt zugleich eine *Divergenz im Bau der Lunge*, indem bei den einen eine Anzahl von Seitenbronchien eine bedeutende Kaliberentfaltung erfährt (Monitoren, Crocodile), während bei anderen die vom Stammbronchus abgehenden Äste, zwar unter allmählicher Abnahme, aber doch mit einer gewissen Gleichartigkeit sich darstellen (Schildkröten). An die erstere Form lassen sich die Lungen der *Vögel*, an die letztere die der *Säuger* anknüpfen.

In beiden Abtheilungen bleibt der Stammbronchus erhalten als der älteste Theil der intrapulmonalen Luftwege, der aus dem primitiven indifferenten Binnenraum der niedersten Lungenzustände hervorging. Aber für die Vögel wird ein serialer Abgang größerer Bronchien vom Stammbronchus typisch, wie es bereits bei jenen Reptilien angedeutet war. Damit verknüpft sich der größtentheils

oberflächliche ramificirte Verlauf und die Abzweigung der Parabronchien als besonderer Einrichtungen. Die Ausbildung eines den ganzen Körper durchsetzenden pneumatischen Apparates von der Lunge aus stellt endlich das höchste Maß der eigenthümlichen Differenzirungsrichtung der Vogellunge dar.

Anders verhält sich die Lunge bei den Säugethieren durch den nicht reihenweisen Abgang von theils ventral, theils dorsal verzweigten Seitenbronchien vom Stamm. Die vorderen gewinnen in der Regel eine bedeutende, mit dem Kaliber des Stammbronchus concurrirende Mächtigkeit, ohne dass damit die Anordnung eine Störung erleidet. Die Entfaltung des Knorpelgerüstes an der Bronchialwand schreitet bis auf kleinere Zweige fort, die intrapulmonalen Luftwege zu größerer Selbständigkeit erhebend, und mit dieser Ausbildung geht auch jene der respiratorischen Binnenräume Hand in Hand. Die alveolären Blindcanäle, welche die Wand der Parabronchien bei den Vögeln dichtgedrängt durchsetzen, gehen bei den Säugern aus den ramificirten Enden der kleinsten Bronchien (*Bronchiolen*) hervor. Die reiche Theilung der Bronchien entspricht der bedeutenden *Vermehrung der respiratorischen Flächen*, die wieder an Alveolen liegen, wie sie auch am Beginn der Lungensonderung durch Alveolen dargestellt wurden. Der dort einfache intrapulmonale Luftweg, welcher den ganzen Binnenraum umfasste, ist aber mit der fortschreitenden Sonderung in zahllose alveoläre Canäle in eine entsprechend große Summe von luftleitenden Röhren, die Bronchien und ihre Zweige verschiedener Ordnung, zerlegt worden, die alle vom Stammbronchus ausgehen.

Mit diesem Aufbau der Lunge hat sich die Verbindungsstelle mit dem Bronchus verändert. Der ursprüngliche Zustand zeigt uns die Lunge als directe Fortsetzung des Bronchus, und neben dem Bronchus, vor ihm und hinter ihm, treten die Blutgefäße zur Lunge, an welcher sie zuerst oberflächlich sich vertheilen. Mit der Ausbildung der Alveolen dringen sie in die diese trennenden Leisten und Vorsprünge und rücken so mit dem Fortgang dieses Processes gegen das Innere vor. Schließlich findet ihre gröbere Vertheilung in dem die Lungenfächer trennenden interstitiellen Gewebe statt. Die fortschreitende Complication der Structur verknüpft sich mit einer Änderung der Form der Lunge, indem diese sich nach vorn (kopfwärts) entfaltet. Bei Amphibien ist diese nach vorn gehende Buchtung nur wenig und keineswegs allgemein ausgeprägt. Mehr ist sie es bei Reptilien, und bei Schildkröten, besonders aber den Crocodilen, erscheint dadurch der Bronchus weit herabgerückt. Mit dieser Verlegung des Eintrittes des Bronchus in die Lunge kommt der *Hilus* zur Ausbildung, indem die Blutgefäße den eintretenden Bronchus begleiten und der Bronchus nicht mehr sofort in die Wand der Lunge übergeht, wie in den niedersten Zuständen. Aber ontogenetisch kehrt überall der erste Zustand wieder, und die Anlage jeder Lunge stellt sich, noch ungesondert vom Bronchus, als ein epithelialer Blindsack dar.

Die Ausbildung des vor dem Hilus befindlichen Theiles der Lunge steht wohl in Zusammenhang mit der sehr frühzeitigen inneren Sonderung dieses Abschnittes, die schon bei Amphibien beginnt. In Vergleichung mit der Gesammtlänge der Lunge ist dieser Abschnitt jedoch bei den Amphibien, den Schlangen und den meisten

Lacertiliern nur unbedeutend. Erst bei den Monotoren und Crocodilen wird er beträchtlicher. Hier giebt sich dann auch noch ein anderes Causalmoment für das weitere Herabrücken des Bronchus und damit für das bedeutende Volum des vorderen Abschnittes kund. Es beruht in der *Lageveränderung des Herzens* und den damit zusammenhängenden anderen Veränderungen im Rumpf. Die Lungenarterie wird auf einem kürzeren Wege ihren Dienst besser leisten als auf einem langen, oder vielmehr es wird ein geringerer Aufwand von Herzmuskelkraft erforderlich sein, als wenn sie in ein langes Gefäß ausgesponnen wäre. So folgt die Lunge behufs besserer Ausnützung der Druckkraft des Herzens, möchte man sagen, dem letzteren, indem sie ihren Hilus, mit der Wanderung des Herzens in den Brustraum, tiefer herab verlegt. Auch für die Lungenvenen werden durch diese Lage entsprechend günstige functionelle Verhältnisse geboten.

Indem der phyletische Entwicklungsgang der Lunge das Wesen des Processes der Vervollkommnung des Organs in einer von der Peripherie her nach innen fortschreitenden Scheidewandbildung kennen lehrt und als Resultat derselben die Complication der respiratorischen Oberflächen und der zu diesen leitenden Luftwege zeigt, *stellt er sich in einen Gegensatz zu den ontogenetischen Erfahrungen.* Wie uns diese für die Lunge der Vögel und der Säugethiere bekannt sind, ist nur der erste schlauchförmige Zustand auf einen niederen direct beziehbar, wenn auch hier schon dem die Mesodermanlage füllenden Epithel die Hauptrolle zukommt. Die ferneren Sprossungsvorgänge erscheinen gleichfalls vom Epithel geleitet, und beim Menschen beginnt sogar alsbald die Scheidung der großen Abschnitte oder Lappen an der rechten und linken Lunge verschieden an den epithelialen Sprossen sich bemerkbar zu machen (His). So geht der Process bis zur Ausbildung des Organs den Weg der epithelialen Sprossung, wobei er vom Mesoderm begleitet wird. Indem hier, wenn wir bei der Lunge des Menschen bleiben, der vollendete Zustand sogar in nebensächlichen, weil phylogenetisch sehr spät erworbenen Dingen, wie die Lappen es sind, sehr frühzeitige Änderungen erfährt, und die epitheliale Sprossung als das Wesentliche sich darstellt, giebt sich hier eine offenbare *Cänogenese* kund. Ontogenese und Phylogenese liegen im Widerstreit. Phylogenetisch sind die respiratorischen Flächen das Erste, und die Luftwege in der Lunge kommen sehr spät zur Sonderung. Ontogenetisch treten die Anlagen der Luftwege am frühesten auf, und die Entstehung der respiratorischen Partien bildet den Abschluss des ganzen Processes. Das Bild vom phyletischen Entwicklungsgange der Lunge, welches *nur* die Ontogenese zum Vorbilde hat, würde somit ein überaus unrichtiges sein gegenüber dem durch die *Vergleichung* ermittelten.

Aber auch jene Cänogenese wird verständlich durch die Phylogenese, wie sie aus der Vergleichung der fungirenden Organe erhellt. Auch bei diesen ist das Epithel in bedeutsamer Betheiligung am Aufbau der Lunge. Jede Einsenkung einer blutgefäßführenden Leiste ins Innere ist mit einer Epithelwucherung verknüpft, und letztere steigert sich gemäß der Complication des Binnenraumes. Es besteht also auch hier eine Zunahme des Epithels. Aber in der Ontogenese zeigt sich der Sonderungsvorgang zusammengezogen, die Entwicklung verkürzt. Das Epithel hat die Oberhand erhalten und lässt ganze Complexe von Bronchien vereint erscheinen, während die Betheiligung des Mesoderms mehr passiv sich darstellt. Da das Organ auf dem Wege der Ontogenese noch von seiner Function entfernt ist, tritt auch gerade der diese leistende Theil des Organs erst spät hervor, die respiratorischen Räume sind die letzten, die zur Ausbildung gelangen. So wird das cänogenetische Bild durch die Phylogenese erläutert.

Vom Gefäſssystem oder den Organen des Kreislaufs.

Vom Gefäſssystem der Wirbellosen.

§ 336.

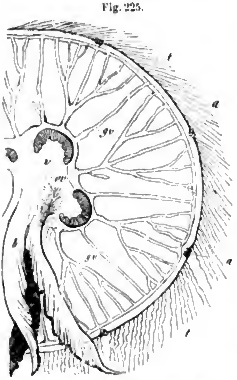
Unter den Protozoen finden sich manche Einrichtungen, durch welche eine Vertheilung der aufgenommenen Nahrungsstoffe im Körper vermittelt wird, wenn auch vornehmlich dem Protoplasma der wichtigste Theil dieser Leistung zukommt. Diese sehr mannigfaltigen, auch in manchen Zuständen der Differenzirung sich darstellenden Zustände können uns hier nicht zu einer speciellen Behandlung veranlassen, da es sich nirgends um Organe im morphologischen Sinne handelt, wie auch immer physiologisch jene Körpertheile als Organe bezeichnet zu werden verdienen. Die Localisirung der Function ist hier der Organbildung vorausgeeilt, die erst bei den Metazoen auch für das Gefäßsystem beginnt.

Für den Anfang bestehen noch bei den *Spongien* gewissermaßen indifferente Verhältnisse, indem deren Darmsystem an gewissen Strecken überaus wechselvolle Sonderungen erkennen lässt, welche noch keineswegs zu regelmäßiger Vererbung gelangt sind. Erst die *Cölenteraten* eröffnen die Reihe, bei welcher ein Gefäßsystem in einer Sonderung sich darstellt. Es ist ein Abschnitt oder *ein Theil des Darmsystems*, welches danach nicht mit Unrecht *Gastrovascularsystem* benannt ward. Wie verschiedenartig auch bei den einzelnen Formen diese Sonderung sich gestaltet, immer ist die *Gastralhöhle* der Ausgangspunkt; das in der die Nahrung aufnehmenden *und verdauenden Cavität* liegende Ursprüngliche, wie es sich bei der ersten Sonderung des metazoischen Organismus ergiebt, bleibt hier erhalten, indem aus der functionellen Sonderung morphologisch *keine Trennung* entsprang. Die erste Gastralhöhle als der wichtigste Theil des Körpers behält eine dominirende Lage, und die von ihr ausgehenden Canalbildungen oder auch Ausbuchtungen sind der Vertheilung ernährender Flüssigkeit im gesammten Körper dienstbar. Diese Canäle oder mannigfaltigen Buchtungen erscheinen als erstes *Gefäßsystem*, wie die Gastralhöhle selbst mit entodermaler Auskleidung, welche an der Wandung dieser Räume den bedeutendsten Antheil hat.

Das Verhalten dieses Gefäßsystems zum Körper der Cölenteraten entspricht seiner Function, der Ernährung, woraus die Vertheilung im Körper entspringt.

Am einfachsten ist diese bei *Hydroiden* in deren Stöcken, indem von der Gastralhöhle aus ein Canal in die Ramificationen des Stockes fortgesetzt ist. Eine mehr radiäre Anordnung erhalten die Canäle bei mehr centraler Lage der Gastralhöhle. Sie verbreiten sich in verschiedener Anordnung nach der Peripherie und können terminal durch ein Ringgefäß verbunden sein (*Hydromedusen*, *Medusen*). Je nach der Körperform können auch die Radiärcanäle durch weitere Kammern vertreten sein, die durch Septen von einander geschieden sind (*Anthozoen*) und mit dem Körper gehen auch andere Anordnungen der Canäle hervor. Wo Tentakelgebilde als Fortsätze des Körpers sich darstellen, sei es den Eingang zur Gastralhöhle umgebend, sei es davon weiter entfernt am Rande der Körperscheibe (Medusen) oder auf der oralen Körperfläche (Anthozoen), da wird für diese Fortsatzgebilde der Besitz von Gefäßcanälen zur Regel, auch in sie erstreckt sich das Gefäßsystem. Es ist aber nicht bloß die nutritorische Function, welche dieser Verbreitung des Gefäßsystems im Körper dienstbar ist, sondern es sind auch viele andere von den Gefäßcanälen geleistete Verrichtungen. So kommt ihre Füllung bei der Wirksamkeit der mannigfaltigen Tentakelbildungen der Cölenteraten in Betracht und veranschaulicht damit den hohen Werth jenes Zustandes für den Gesammtorganismus. Auch zu den Geschlechtsorganen bestehen mancherlei sehr enge Beziehungen, und auch der respiratorischen Bedeutung muss Werth zugemessen werden. Nicht bloß in der Formerscheinung, in der Verbreitung, sondern auch in den functionellen Beziehungen kommt dem Gefäßsystem der Cölenteraten ein weiter Umfang zu, aber es bewahrt dabei immer den Zusammenhang mit der Gastralhöhle, aus welcher es hervorgegangen ist. Die Function einer centralen Gastralhöhle kann auch verloren gehen, indem sie von den peripherischen Gefäßcanälen übernommen wird, und da ist es von großer Wichtigkeit, dass diese in manchen Abtheilungen Mündungen nach außen besitzen. Dadurch wird dann eine Aufnahme der Nahrung vermittelt, wie es bei den *rhizostomen Medusen* der Fall ist, deren Gastralhöhle sich rückgebildet hat. Die Ernährung findet zwar noch in ähnlicher Weise statt, aber der Weg der Nahrungsaufnahme ist umgekehrt.

Fig. 225.



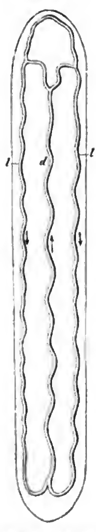
Aurelia aurita, zur Hälfte von der Unterseite gesehen. *a* Randkörper. *t* Randtentakeln. *b* Mundarme. *v* Gastralhöhle. *gv* Canäle des Gastrovascularsystems, die sich gegen den Rand hin verzweigen und in einen Ringcanal zusammenfließen. *ov* Ovarien (Gonaden).

Mit den *Cölenteraten* schließt die Selbständigkeit des einheitlichen Gastralsystems ab; wie viele Sonderungen auch an ihm entstanden sind, *immer bleibt doch das* Entoderm *die Grundlage der Veränderungen*, indem alle Bahnen für die Ernährung von ihm ausgekleidet sind.

§ 337.

Bei den **Bilaterien** beginnt die Sonderung eines Gefäßsystems eine vollständige zu werden, und schon die **Würmer** lassen nicht mehr einen Zusammenhang mit dem Darmsystem erkennen, so dass es zweifelhaft sein muss, ob das, was wir *Gefäßsystem* nennen, nicht auf eine andere Art entstand. Einem großen Theile niederer Gruppen der *Würmer* geht jede Spur eines Gefäßsystems ab, und es tritt die *perienterische Flüssigkeit* des Cöloms, wo ein solches vorhanden ist, in der Function einer ernährenden auf. Die gegen die Cölenteraten bestehende Kluft ist eine sehr bedeutende, und es kommt zur Ausbildung wichtiger neuer Bestandtheile des Organismus, denen nunmehr eine dauernde Rolle übertragen ist. Es ist das **Mesoderm**, dem wir im directen Dienste eines Gefäßsystems begegnen, welches zuerst von Lückenräumen im Bindegewebe dargestellt wird. *Dem Entoderm kommt damit kein Antheil an der ersten Erscheinung des Gefäßsystems* zu, und wenn wir auch im Verlaufe unserer Darstellung auf eine für das Gefäßsystem erlangte Bedeutung des Entoderms nicht verzichten können, so wird damit die ursprüngliche Beziehung des Mesoderms für unser Organsystem nicht beeinträchtigt. *Nematoden* und viele *Turbellarien*, auch die *Bryozoen* lassen Gefäße vermissen, aber bei einem Theile der *Plattwürmer* kommen sie vor.

Fig. 226.



Schema des Gefäßsystems der Nemertinen. *d* dorsaler Längsstamm. *l, l* Seitengefäße. Die Pfeile bedeuten die Richtung des Blutstroms.

Längscanäle bilden die ersten Hauptstämme bei den *Nemertinen*. Von den drei Stämmen nehmen zwei (Fig. 226 *ll*) einen lateralen Verlauf; ein dritter (*d*) liegt dorsal in der Mittellinie. In der Kopfgegend bilden die Seitengefäße mehrfache, in der Regel das Gehirn umziehende Windungen und verbinden sich mit dem Rückengefäße, sowie weiter nach vorn zu unter einander. Die hier erst angedeutete Bevorzugung des vordersten Körpertheiles auch von Blutgefäßen ist an manche andere Einrichtungen geknüpft, vor Allem an das Nervensystem. Am hinteren Körperende stehen alle drei Stämme auf einfachere Weise unter sich in Verbindung. Mit diesen drei Gefäßstämmen stehen bei einigen Gattungen dünne Quergefäße im Zusammenhang, welche Rücken- und Seitengefäß in regelmäßigen Abständen verbinden. Dadurch entspricht die ganze Einrichtung einer auch sonst angedeuteten Metamerie.

Der Inhalt dieser Canäle pflegt als **Blut** bezeichnet zu werden. Wir sind weit davon entfernt, damit eine Gleichartigkeit mit dieser Flüssigkeit der Vertebraten auszudrücken: es handelt sich vielmehr nur um eine sehr allgemeine Ähnlichkeit.

Das Gefäßsystem der **Annulaten** schließt sich an jenes der Nemertinen in allen wesentlichen Verhältnissen an. Fast bei allen bestehen dorsale und ventrale oder auch lateral verlaufende Längsstämme, die durch Queranastomosen unter einander verbunden sind und vorn wie hinten in einander übergehen. Das dorsale, über dem Darm verlaufende Längsgefäß bietet die constantesten Verhältnisse; es ist stets contractil, und der Blutstrom bewegt sich in ihm von hinten nach vorn zu. Es entspricht dem Mediangefäß der Nemertinen, so wie die beiden Lateralstämme der letzteren dem ventralen der Annulaten entsprechen dürften. Diese Gefäße sind nicht bei allen Annulaten abgeschlossen, vielmehr stehen sie auch mit weiteren Räumen in Zusammenhang. Das gesammte Gefäßsystem ist in diesem Falle nicht vollständig gesondert. Das Cölom persistirt in offener Verbindung mit dem Gefäßsystem (*Hirudineen*), was daraus hervorgeht, dass Organe, die sonst im ersteren liegen, in blutführende Räume eingeschlossen sind. Solcher Sinus bestehen gewöhnlich drei. Ein mittlerer, den Haupttheil der Leibeshöhle darstellender hält den Darmcanal und das Bauchmark umschlossen (Clepsine und Piscicola), wohl auch andere Theile. Das Wesentliche bleibt die vollständige Sonderung des Gefäßsystems, welche bei den **Anneliden**, vom Cölom abhängig, auf eine höhere Stufe tritt. Von den mannigfaltigen Verhältnissen müssen die einfachsten am meisten interessiren, da aus solchen alle Complicationen hervorgehen.

Fig. 227.



Vorderer Abschnitt des Blutgefäßsystems einer jungen **Saenuris variegata**. *d* Dorsalgefäß, *v* Ventralgefäß, *c* herzartig erweiterte Queranastomose. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an.

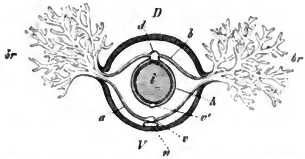
Das Rückengefäß lagert in der Regel dem Darmcanal auf, häufig in eine denselben bekleidende Schicht gebettet, aber es ist nur Mesoderm, welches die Gefäßwand bildet, auch in getheilter Anlage, die hier zuweilen beobachtet ist. Außer vorderen und hinteren Verbindungen finden noch seitliche, den Metameren entsprechende statt. Sie sind im einfachsten Zustande (Fig. 227) nur Verbindungen mit dem ventralen Stamm. Differenzirt theilen sie sich in solche, die den Darm unmittelbar umfassen und in dessen Wand oft ein reich entwickeltes Netz herstellen (viscerale Gefäße), und in solche, welche in die Leibeshöhle ragen und entweder zu den Wandungen derselben oder zu den Anhangsgebilden gehen (parietale Gefäße). Bei den Scoleinen findet die Anordnung meist gleichmäßig durch den ganzen Körper statt. Als pulsirende Theile erscheinen außer dem dorsalen Längsstamme häufig noch die Quergefäße, die dann zu einem oder mehreren Paaren beträchtlich erweitert sind (Fig. 227 *c*). In dieser *Differenzirung eines Abschnittes des Gefäßsystems* ist der Anfang zur Ausbildung eines Centralorgans für den Kreislauf, *eines Herzens*, zu erkennen. Sehr selten ist das Bauchgefäß contractil.

Von umgestaltendem Einflusse auf die Differenzirung und Anordnung des

Gefäßsystems ist die Entwicklung der *Athmungsorgane*. Bei den Scoleinen sind solche nicht als discrete Bildungen vorhanden, indem entweder der gesammten Körperoberfläche oder der Leibeshöhle durch Wasseraufnahme eine Bedeutung für die Athmung zukommt. Wir sehen daher keine belangreichen Verschiedenheiten des Gefäßapparates an den einzelnen Körperabschnitten, und nur in manchen Fällen können parietale Gefäßschlingen, besonders gegen das Körperende, in mächtigerer Entfaltung erscheinen. Wir unterscheiden jetzt zum ersten Male die vom *Herzen* ausgehenden Gefäße als *Arterien*, die dahin zurückleitenden als *Venen*, gleichviel welche Beschaffenheit dem Gefäßinhalt zukommt. Diese Unterscheidung steht aber bei der großen Verschiedenheit der als Herz fungirenden Gefäßstrecken noch auf sehr einfachem Boden (Lumbriculus).

Auch unter den *Chätopoden* sind jene einfacheren Verhältnisse vorhanden, doch wird die größere Differenzirung des Kopfes sowie des Munddarmes von Änderungen des Gefäßsystems begleitet. Mit dem Auftreten von *Kiemen* setzt sich der *parietale Gefäßapparat* in diese fort, im einfachsten Verhalten tritt eine Gefäßschlinge in den als Kieme fungirenden Anhang. Dabei ergiebt sich eine allmähliche Trennung in einen arteriellen und venösen Abschnitt. Dieser Zustand wiederholt sich mit der Vertheilung von Kiemen über eine große Anzahl von Metameren, wie solches (Eunice) auch noch bei Arenicola besteht. Vom Dorsalstamme gehen hier außer zum Darme noch Gefäße zu den seitlich sitzenden Kiemen, von denen wieder je ein Gefäß in den Bauchstamm zurückführt (Fig. 228). In der Sonderung der Gefäßbahnen besteht der Weg nach der Peripherie nicht immer für den ganzen Körper gleichartig, wie z. B. das vorerwähnte Verhalten (Arenicola) beweist. Nur die vordere Hälfte der Kiemen sendet das eine Kiemengefäß zum Hauptbauchstamme, während das andere zu einem visceralen Ventralgefäße tritt.

Fig. 228.



Schematischer Querschnitt durch die hintere Körperhälfte von Arenicola. *D* Rücken-, *V* Bauchseite. *n* Bauchmark. *i* Darmhöhle. *br* Kiemen. *v* Bauchgefäßstamm. *a*, *b* Kiemengefäße. *d* Rückengefäßstamm. *h* den Darmcanal umfassender Ast. *v'* ventrales Darmgefäß.

Mit der Beschränkung der respiratorischen Anhänge auf eine kleinere Körperstrecke (*tubicole Anneliden*) verbindet sich eine größere Ungleichheit in der Ausbildung einzelner Gefäßabschnitte. So erweitert sich (Terebellen) das Dorsalgefäß über dem muskulösen Munddarme in einen ansehnlichen Schlauch, der nach den Kiemen sich in Äste vertheilt und somit als »*Kiemenherz*« fungirt. Aus den Kiemen kehren rückführende Gefäße zum Ventralgefäß. Überall ist die Anpassung an die respiratorischen Organe von mächtiger Wirksamkeit.

Bei den Gephyreen bildet, dem Mangel einer ausgeprägten Körpermetamerie bei den meisten entsprechend, ein dorsaler und ventraler Gefäßstamm, beide in terminaler Verbindung, das Hauptsächlichste des Gefäßsystems, wobei sich der

dorsale wieder an den Darmcanal hält. Bedeutende Veränderungen sind durch die als Kiemen fungirenden Bildungen hervorgerufen, welche in aboraler Lage vorzukommen pflegen. Die nicht wenigen kleinen Abtheilungen der Gephyreen sind alle durch Eigenthümlichkeiten des Gefäßsystems ausgezeichnet, welche von dem Verhalten des mannigfach differenzirten Körpers abhängig sind. Auch in der Function als Herz zeigen sich verschiedenwerthige Strecken des Gefäßsystems in Umwandlung.

Die Gefäße sind allgemein aus der *Leibeshöhle* entstanden und zwar aus der *primären*, zu welcher bei den Annulaten in verschiedener Ausbildung noch eine *secundäre* kommt.

Das Gefäßsystem der Arthropoden steht gegen jenes der höheren Anneliden auf niederer Stufe, vor Allem dadurch, dass das Cölom allgemein eine Strecke der Blutbahn bildet. Es besteht daher auch keine Verschiedenheit zwischen dem Blute und einer perienterischen Flüssigkeit.

Bedeutendere Ausbildung bietet meist nur ein *dorsal gelagerter Gefäßstamm*, der als Herz fungirt und dem dorsalen Blutgefäßstamm der Würmer homolog zu sein scheint, von welchem einzelne Strecken gleichfalls als Herzen fungirten. Ein Fortschritt giebt sich in der Ablösung des Dorsalgefäßes vom Darme kund. Durch den Herzschlauch wird das Blut entweder nach vorn zu bewegt oder nach beiden Enden des Körpers. Diesem dorsalen Herzschlauche der Arthropoden fehlen jedoch zuleitende Gefäße, und das in ihn eintretende Blut nimmt seinen Weg durch spaltartige *venöse Ostien*. Wie sehr auch in einzelnen Abtheilungen eine peripherische Blutbahn, sei es durch Fortsetzungen und Verzweigungen arterieller Gefäße, sei es durch Sonderungen gefäßartiger Canäle aus Abschnitten der Leibeshöhle ausgebildet erscheinen mag, so kommt doch stets dicht am Herzschlauche eine aus der Leibeshöhle entstandene Sinusbildung zu Stande. Dieser »*Pericardialsinus*« ist ein Theil des Cöloms und lässt die bei vielen *Arthropoden* herrschende geringe Entwicklung der Blutbahn nicht als Rückbildung aus vollkommenerem Zustande, sondern als einen auf geringere Ausbildung eines niederen Zustandes erscheinen. In der Ontogenese liegt eine Zusammenziehung vor, welche besonders an den Ursegmenten sich äußert und damit den Organismus von den unteren Abtheilungen weiter entfernt.

Die Entstehung eines Herzens oder auch mehrerer hinter einander befindlicher *ausschließlich aus einem* dorsalen Gefäßstamme ist den Würmern gegenüber der größte Fortschritt, mit welchem zugleich die gesammte Differenzirung des Körpers sowie die Ausbildung eines Kopfes in engster Verbindung steht. Einer phylogenetischen Trennung der beiden Abtheilungen der Arthropoden entspricht auch der in beiden einfachere Beginn des Gefäßsystems, obwohl das allen Gemeinsame nicht verloren geht. Sammt dem Herzen gehört der gesammte blutführende Raum der Leibeshöhle dem primären Cölom an, so weit nicht durch die Ursegmente ein secundäres Cölom wenigstens zum Theil mit in Frage kommt.

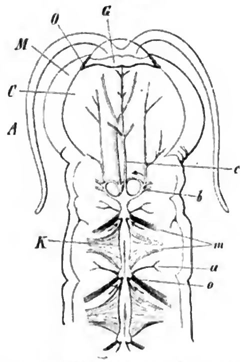
Bei den Branchiaten ist ein kurzes, schlauchförmiges Herz (Daphniden), über dem Darmcanal im Vordertheile des Körpers gelagert, der ganze Apparat,

welcher durch zwei seitliche Öffnungen Blut aufnimmt und durch einen vorderen kurzen Gefäßstamm zu den Kopforganen entsendet. Wahrscheinlich liegt hier eine Rückbildung vor.

Ein längerer Schlauch mit mehrfacher Wiederholung des einfachen Herzens und einer Mehrzahl venöser Ostien zeichnet die *Phyllopoden* aus. Der Herzschlauch ist somit in einzelne Kammern gegliedert, diese entsprechen aber nicht genau den Metameren, vielmehr trifft eine größere Anzahl der letzteren auf je eine Kammer. Nur an dem vordersten Ende geht ein Arterienstamm hervor und übergiebt das Blut der Lacunenbahn. Andere Abtheilungen niederer Crustaceen weisen manche Complicationen auf. Aber auch in den höheren Abtheilungen (*Decapoden*) erscheint nur eine Weiterbildung, indem das mehr *concentrirte Herz* noch 3 Ostienpaare bewahrt hat. Vom Herzen gehen Arterien zunächst in dorsaler Richtung aus, im Körper auch nach den Kiemen sich vertheilend, während von den letzteren Venen zum Pericardialsinus führen. Außer den oral und aboral entsendeten Arterienstämmen, wie sie bei Decapoden herrschen, kann das Herz auch lateral Arterien entsenden (*Poecilopoden* und *Stomapoden*), wobei der bei ersteren langgestreckte Herzschlauch durch eine größere Zahl (7) venöser Ostien Blut empfängt

Ein dorsal den Körper durchziehendes Gefäß, bald in seiner ganzen Länge, bald nur auf einer größeren Strecke, in einzelne als *Herzen* fungirende Abschnitte gegliedert, charakterisirt die Tracheaten und bietet durch Muskeln (Flügelmuskeln) Anschluss an die dorsale Leibeswand. Spaltenförmige venöse Ostien am Herzschlauch empfangen das Blut. Schon die *Protracheaten* (Onychophoren) bieten in den Hauptsachen jene Verhältnisse dar, und auch in der Entwicklung tritt wenig Besonderes auf.

Fig. 229.



Kopf und zwei Körpersegmente von Scolopendra mit dem vordersten Abschnitte des Blutgefäßsystems. *C* Kopf. *G* oberes Schlundganglion (Gehirn). *O* Augen. *M* Mandibeln. *A* Antennen. *K* Kammern des Herzens. *m* Flügelmuskeln. *o* venöse Ostien. *a* laterale Arterien. *b* Arterienbogen. *c* Kopfarterie. (Nach Newport.)

Am Herzen der Myriapoden äußert sich durch die gleichartige Ausdehnung in der ganzen Körperlänge und die beträchtliche Vermehrung der Kammerzahl ein engerer Zusammenhang der äußeren Gliederung des Körpers mit der inneren Organisation. Die Kammern (Fig. 229 *K*) sind wieder durch Klappen an den einzelnen venösen Ostien (*o*) abgegrenzt und durch ansehnliche Flügelmuskeln (*m*) befestigt. Von jeder Kammer gehen paarige, besonders bei Scolopendren ausgebildete Arterienstämme für die betreffenden Metameren aus. Im Vergleiche zu den Insecten liegt darin eine Weiterbildung, welche bei diesen, gemäß der

Entfaltung des Tracheensystems im Körper, nicht zu Stande kam. Der Herzschlauch mit seinen Kammern liegt im Abdomen und sendet eine Arterie durch den Thorax zum Kopf. Die gleiche Lage ergiebt sich auch bei Arachniden mit bedeutenden Verschiedenheiten in der Kammerzahl. Die Vertheilung einer vorderen Arterie nimmt im Cephalothorax ihr Gebiet, eine hintere im Postabdomen, wo ein solches besteht (Scorpione). Laterale Arterien, wie sie die Myriapoden besitzen, fehlen in der Regel und kommen nur ausnahmsweise vor (Scorpione). Für die Anordnung und die Vertheilung des Gefäßsystems sind außer der Körperform die Athmungsorgane von größtem Belange, indem das Blut entweder die Athmungsorgane oder umgekehrt die letzteren das Blut aufsuchen. Geringere Ausbildung des einen Organsystems bedingt reichere Entfaltung des anderen.

Das *Arthropodenherz* erhält sich in seiner Eigenart, wie mannigfach auch die seinen Kammern entspringenden Arterien sich verhalten und rückführende Bahnen ausgebildet sein mögen (Branchiaten). Die venösen Ostien bilden eine Grenze des *primären Cöloms* gegen das Herz, welche nicht verloren geht, wie sehr auch Arterien sich in jenem Cölom entfalten und wiederum gegen das Herz eine Gefäßentwicklung stattfindet. Auch sie lässt das Herz oder seine Kammern nicht im Lichte einer einfachen, wenn auch weitergebildeten Gefäßbahn sich darstellen.

Mehr zu den Anneliden als zu den Arthropoden bestehen die Anschlüsse im Gefäßsystem der Mollusken, welches trotz mannigfacher Verschiedenheit in den einzelnen Abtheilungen doch der gemeinsamen Ausgangspunkte nicht entbehrt. Dorsal ist die Entstehung eines Gefäßstammes, aus welchem auch das Herz hervorgeht, mit lateralen Vorhofsbildungen (*Atrien*). *Es sind differenzirte Strecken der im Mesoderm befindlichen*, die primäre Leibeshöhle darstellenden Gefäßbahn. Das *Herz* erhält also das Blut nicht mehr durch Spalten wie bei Arthropoden, sondern durch Gefäße wie bei Anneliden. Es wird von einem Raum umgeben, der aus der *secundären Leibeshöhle* paarig entstand (*Pericardialsäcke*), und diese Duplicität zu bewahren pflegt. Das *primäre Cölom*, als Gefäßsystem im Körper verbreitet, ist in verschiedener Art für Gefäßbahnen im Dienst, auch durch Sinus oder durch Lacunen vertreten.

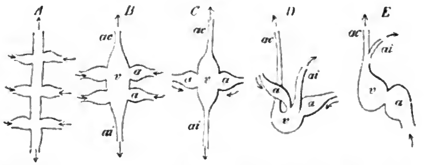
Die Ontogenese zeigt für das *Herz* eine paarige Anlage, d. h. von zwei Seiten her, was auch für das Dorsalgefäß der Anneliden angegeben ward. Das ist noch keineswegs eine doppelte Anlage, wie wir ja bei vielen medianen Organen, die einheitlich sind, in der Ontogenese beide Hälften betheiligt sehen. Dass aber, nachdem die Anlage von beiden Seiten her entstanden ist, auch ein doppeltes Gebilde daraus hervorgehen kann, lehren solche Fälle, in denen der Darm vom paarig gewordenen Herzen umfasst wird (Arca), Zustände, die nicht ohne Weiteres als primitive zu bezeichnen sind.

Indem zwei Vorhofspaare mit zwei Querstämmen eines Dorsalgefäßes (Fig. 230 *A* und *B*) vergleichbar sind, ergiebt sich daraus ein primitiver Zustand (Nautiliden), welcher mit den paläontologischen Beziehungen der Cephalopoden im Einklang steht. Das Vorkommen nur eines Vorhofspaares erscheint dagegen als Rückbildung, welche der Mehrzahl der Mollusken eigen ist. Die Atrien befinden sich zweifellos

unter dem Einflusse der Athmungsorgane (Kiemen), welche hier im Allgemeinen paarige sind. Ob mehr als zwei Paare bestanden, wissen wir nicht, zumal man auch hier an die Unzulänglichkeit des bekannten Erfahrungsmaterials zu denken hat.

Wie ein Abschnitt des Dorsalgefäßes zur Herzkammer umgewandelt ist, so bilden die davon ausgehenden Fortsetzungen Arterienstämme, die man da, wo sie

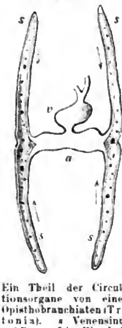
Fig. 230.



Schematische Darstellung zur Vergleichung der Circulationscentren bei den Mollusken. *A* Theil des Dorsalgefäßstammes und der Querstämme eines Anneliden. *B* Herz und Vorhöfe von Nautilus. *C* Verbreitetster Zustand. *D* eines Octopus. *E* Herz und Vorhof eines Gasteropoden. *v* Herzkammer. *a* Vorkammer. *ac* Arteria cephalica. *ai* Arteria abdominalis. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstroms.

ihren ursprünglichen Verlauf behalten haben, als vordere und hintere Aorta (Aorta cephalica und Aorta intestinalis oder abdominalis) unterscheidet (*B*, *C*). Eine wichtige Lagerungsveränderung erscheint bei einem Theile der Cephalopoden (*D*), wo der Stamm des Dorsalgefäßes eine schlingenartige Krümmung vollführt (Octopoden), so dass beide arterielle Abschnitte (*ac* und *ai*) noch eine Strecke weit in einer Richtung verlaufen. Dadurch nähern sich ihre Ursprungsstellen aus der Kammer. Aus einem ähnlichen Verhalten ist der Circulationsapparat jener *Gasteropoden* ableitbar, bei denen der Ursprung eines einzigen Arterienstammes aus der Herzkammer charakteristisch ist (*E*). Dieser eine Arterienstamm theilt sich in zwei in ihrem Verbreitungsbezirke genau den beiden Arterienstämmen entsprechende Äste (*ac* und *ai*), die aus den beiden Enden der Kammer hervorgehen (*Cephalopoden*, *Lamellibranchiaten*). Erstere dürften somit aus den beiden ursprünglich in der Richtung einer Achse gelagerten Arterienstämmen entstanden sein. Die schließliche Reduction der Vorhöfe auf einen leitet sich gleichfalls von einer Rückbildung der Kiemen ab und verbindet sich mit der Vereinigung des vorderen und hinteren Arterienstammes. Den Einfluss der Kiemen auf das Verhalten der Atrien sehen wir in Fig. 230, wo (bei einem Gasteropoden) zwei Kiemenreihen einer Trennung des Atriums entsprechen, welches aber doch durch seine Mündung in die Kammer sich als einheitlich darstellt. Vergl. damit Fig. 230 *E*.

Fig. 231.



Ein Theil der Circulationsorgane von einem Opisthobranchiaten (Tritonia). *s* Venensinus, geöffnet. Die Wand ist von Mündungen der Kiemenvenen durchsetzt. *v* Herzkammer. *a* Atrien.

In dem Gefäßsystem der **Tunicaten** kommen nun Einrichtungen zur Geltung, welche von den Cölenteraten durch die erlangte hohe Stufe, von Würmern, Gliederthieren und Mollusken durch die Disposition bedeutend verschieden sind. Es sind **Producte des Entoderms**, wie dies von Ascidien nachgewiesen ist (SEELIGER), so dass, allerdings in sehr weiter Entfernung, ein Zusammenhang nur mit *Cölenteraten* zu sehen wäre, wenn nicht auch unter den *Anneliden* bei der Ontogenese Manches als ein von dort ausgehender Umweg in der Differenzirung angedeutet wäre. Für jetzt sind diese Befunde noch nicht verwerthbar, und wir sind auf die Anerkennung der bestehenden Lücke verwiesen.

Nachdem bisher alle *Bilaterien* das Gefäßsystem in *mesodermaler Entstehung* zeigten, ist der jetzt eingetretene Wechsel eine auffallende Erscheinung, um so mehr als sie auch für die Vertebraten gilt. Dieser mit den Tunicaten beginnende Wechsel ist wohl als eine *Cänogenese* anzusehen. Das Causalmoment derselben liegt wohl in der bedeutenden Entfaltung des Entoderms (Ascidien), die zunächst durch seine Producte veranlasst ist und einem Mesoderm hier noch keinen Raum gestattet, wie ihm ja bei Ascidien die größere functionelle Bedeutung für die Differenzirung des Körpers am distalen Abschnitte zukommt. Das *Entoderm* übernimmt jetzt vollständig, was bei der *Mesodermbildung* ein Theil von ihm übernommen hatte.

Bei den *Ascidien* liegt das langgestreckte Herz in der Nähe der Verdauungsorgane, an beiden Enden in je ein Gefäß umgebogen, von welchen das eine, in ventraler Richtung verlaufend, in ein das Kiemengerüst durchsetzendes Gefäßnetz übergeht, indess das andere zum Darme wie zu den Geschlechtsorganen sich verzweigt. Derselbe Gefäßstamm sendet auch einen Ast zum Mantel und Zweige zur Leibeshöhlenwand. Von diesen Theilen aus bestehen auch directe Gefäßverbindungen mit den Wänden der Kiemenhöhle. Das in diesen kreisende Blut sammelt sich auf der Dorsalseite des Kiemensackes wieder in einen Längsstamm, der auch Gefäße von den Eingeweiden aufnimmt.

Als wichtigste Eigenthümlichkeit sind bei den *Tunicaten* die beiden längs der Kiemenhöhle ziehenden Längsstämme anzusehen, die beide weiter nach dem Darme zu sich erstrecken, denn darin ergiebt sich Übereinstimmung mit Würmern. Stellt man sich bei Ascidien den Darm in der Richtung der Längsachse seines vorderen Abschnittes, des Kiemensackes, fortgesetzt vor, so dass der After dem aboralen Körperpole zukäme, so wäre die Anordnung des Gefäßapparates ähnlich wie bei vielen Würmern, indem auch die Äste der beiden Längsstämme sich in viscerale (zu Kiemenhöhle und Darm) und parietale (zur Leibeswand) schieden.

Dem ventralen Längsstamm gehört das Herz an. Es ist ein differenzirter Abschnitt desselben. Darin spricht sich eine besondere Verschiedenheit von allen übrigen Wirbellosen aus, bei denen das Centralorgan des Kreislaufs eine Sonderung aus dem dorsalen Gefäßstamm ist.

Den Tunicaten eigenthümlich ist die wechselnde Action des Herzens, so dass also von einem arteriellen oder venösen Abschnitte der Blutbahn keine Rede sein

kann. Lacunäre Abschnitte der Blutbahn finden sich in verschiedenen Graden. In anderen Abtheilungen bestehen manche Modificationen, theilweise auch Rückbildungen.

Vom Gefäfssystem der Wirbelthiere.

Vom Gefäfssystem der Acranier.

Leptocardier (Amphioxus).

§ 338.

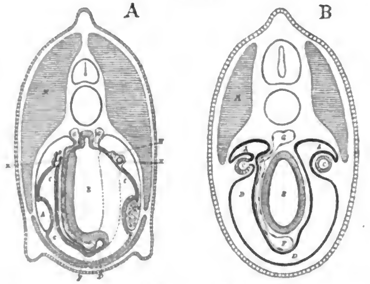
Die den Organismus beherrschende große Sonderung des Darmsystems in einen vorderen Abschnitt oder Kiemendarm und in den diesem folgenden Darmcanal ist bei den Tunicaten zuerst zu allgemeiner Geltung gelangt und schon bei den Acraniern eine Grundlage für die allgemeine Disposition ihres Gefäßsystems. Gefäßbahnen der Kiemen und solche des Körpers bilden die großen Kategorien.

Im Allgemeinen bestehen die *Gefäße* hier in sehr dünnen Röhren, auch an Hauptstrecken, und es *fehlt noch ein Centralorgan* für die Blutbewegung, wie es schon bei Tunicaten vorhanden ist. Daher Gleichmäßigkeit in den Gefäßwänden, wenn auch einzelne Strecken durch Contractilität ausgezeichnet und als *Herzen* thätig sind (*Leptocardier*) (Joh. Müller). Das Gefäßsystem kommt erst sehr spät zur Erscheinung, und zahlreiche Stadien bezeichnen einen langen Weg der Ontogenese, auf welchem schließlich nicht mehr das Entoderm sich direct an jenem Organsystem betheiligt, nachdem *mesodermale Abkömmlinge* die Bildung der Gefäßwände bei Amphioxus übernommen haben. Wie sehr der ontogenetische Weg sich complicirt hat, lehrt die Thatsache, dass zur Gastrula-Einstülpung noch eine zweite kommt, welche die Medullarplatte und aus dieser das Nervensystem hervorgehen lässt. Die Gefäße sind aber keine bloßen Lücken des Cöloms, Lacunen desselben, sondern durch ihre Wand von der Cölombildung getrennt, wie sie immer auch vom Cölom begleitet werden. Daher steht die Einrichtung weit von dem Verhalten der Wirbellosen entfernt. Aber es bleibt immer ein wichtiges Factum, dass die erste Cölombildung vom Entoderm ausgeht (Bd. I, Fig. 11). Da diese Genese nicht mehr in einer von Tunicaten beginnenden Reihe liegt, so kommt auch für höhere Abtheilungen nicht mehr ein directer Anschluss zu Stande, und die weite, zwischen Acraniern und Cranioten klaffende Lücke ist auch im Gefäßsystem ausgedrückt. Um so werthvoller ist die Übereinstimmung des Gefäßsystems wenigstens in seinen Grundzügen mit jenem der Cranioten, so dass für die Vorfahren dieser im Allgemeinen ähnliche Verhältnisse vorauszusetzen sind.

Ein *einheitlicher Gefäßstamm* erstreckt sich unter dem der Hypobranchialrinne entsprechenden Gebilde (Fig. 232 *II*) längs des Kiemenapparates, ins Endostyl gebettet, welches dadurch hier besondere Bedeutung erhält, zwischen und unter den vorderen Enden des Stützorgans der Kiemenbogen, durch welche das Gefäß

wellige Krümmungen macht. Diese *Endostylarterie* (*Ea*) *entspricht einem Herzen*, und ihre wellenförmig nach vorn rasch fortschreitende Contraction bewegt das Blut in bestimmter Richtung. Von dieser Arterie gehen regelmäßig abwechselnd kleine Gefäßanschwellungen (*bu*), *Bulbillen der Kiemenarterien* (JOH. MÜLLER), in die Zwischenräume der Enden der Kiemenbogen, die gleichfalls contractil sind, wie auch noch viele andere kleine Stellen der Gefäßbahn diese Eigenschaft tragen. Von der Bulbille aus, aber in ihrer Nähe noch mit einem zweiten Kiemengefäß (*rn*) im Zusammenhang, geht das Hauptgefäß jeder Kieme ab, längs des Kiemenbogens, um dorsal in ein Längsgefäß überzugehen und dann mit einem großen Gefäße, der Aorta (*a*), sich zu verbinden. Dorthin treten auch die Gefäße von den Zungenstäben (Bd. I, S. 194), welche des directen Zusammenhanges mit der Endostylarterie entbehren und wieder in ein Hauptgefäß und ein Nebengefäß zu unterscheiden sind. Die zu beiden Seiten der Epibranchialrinne (*E*, medial fortgesetzt) verlaufenden Aorten (*G*) erhalten vorn eine Fortsetzung aus der Endostylarterie und gehen distal auch in Gefäße des Darmes über, von welchen auch zur Endostylarterie eine Verbindung, als Venenherz bezeichnet, führt.

Fig. 232.



A Kiemengefäße von **Amphioxus**. Schematischer Entwurf eines Querschnittes des Kiemenkorbes. Links ein primärer Kiemenbogen, rechts ein Zungenbalken. Die Gefäße durch dunkle Linien, die Skeletstäbe schraffirt dargestellt. *GG* Aorta. *F* abführende Arterie. *D* Cölom des Endostyls. *C* Cölom. *A* Genitalanlage. *K* Darm mit der nicht bezeichneten Epibranchialrinne. *H X* Querschnitte von der Kiemenwand. *B* Kiemengefäße eines **Selachiers** in entsprechender Darstellung. Ebenso. *A* Aorta. *F* Arterie. *K* Darm. *D* abgeschnürte Cölomstrecken. (Nach SPENGEL.)

Die beiden Aorten sammeln somit Blut aus dem Kiemenapparat. Ihr Anfang am vorderen Körperende ist asymmetrisch. Von der ersten Kiemenspalte gehen aus einer Erweiterung des Kiemenarterienstammes zwei zum Munde verlaufende Gefäße ab, und von diesen setzt sich die genannte Erweiterung in einen rechts verlaufenden Gefäßbogen fort, welcher, in die rechte Aorta übergehend, deren Anfang bildet, während die linke Aorta sich nach vorn zu verengert und blind endigt. Beide Aortenstämme verbinden sich jenseits des Kiemendarmes zu einem *einheitlichen Stamme*, welcher unter der Chorda verläuft und Äste entsendet. Auf der ventralen Seite des Darmes verlaufen Venen, welche aus einem Gefäßnetz der Darmwand Blut aufnehmen und sich erst vorn zu einem Stamme sammeln. Dieser stellt eine *Pfortader* vor, indem er sich an der ventralen Seite des als »Leber« gedeuteten Blinddarmes an diesem Organ auflöst, während an dessen

dorsaler Seite ein neuer Stamm sich sammelt, welcher nach vorn umbiegend in den Stamm der Kiemenarterie übergeht.

Die Einrichtung, in ihrer Gesammtheit betrachtet, leitet also Blut vom Darme, wahrscheinlich auch von anderen Körpertheilen, zum Kiemenarterienstamm, von welchem die Vertheilung zu den Kiemen ausgeht. Von diesen her tritt es in die Aorten und aus diesen in eine neue Vertheilung. Abgesehen von der Gefäßvertheilung an die sogenannte Leber ist jene am Kiemenapparat die bedeutungsvollste, da hier der Athmungsact vollzogen wird und das Gefäßsystem dahin führende und von hier wieder in den übrigen Körper rückleitende Bahnen darstellt.

Das Fehlen eines wirklichen Herzens als Centralorgans für die Blutbewegung bedingt auch den Mangel größerer Gefäßstämme, wenn auch manche der Bahnen durch bedeutenderes Lumen ausgezeichnet sind. Auch die beträchtliche Anzahl der als Kiemen fungirenden Gebilde steht damit im Zusammenhange. Die an den Kiemenstäbchen befindlichen Gefäßstämmchen selbst, mag man sie zum Theile Venen oder Arterien heißen, stehen doch auch functionell auf der Stufe von Capillaren, anatomisch wie physiologisch, sie lassen den Gasaustausch zu Stande kommen, und die bedeutende Anzahl compensirt den Mangel der Ausbildung der einzelnen Bogengebilde.

Die Blutflüssigkeit von Amphioxus ist farblos und führt sehr kleine, indifferente Zellen als Formbestandtheile.

Literatur. Joh. Müller, op. cit. A. Schneider, op. cit. J. W. Spengel, Beitrag zur Kenntnis der Kiemen bei Amphioxus. Zoolog. Jahrb. Bd. IV. Stieda, Mém. Acad. imp. de St. Pétersbourg. S. VII. Th. XIX.

Vom Gefäfssystem der Cranioten.

Sonderung am Herzen und an Gefäfsbahnen.

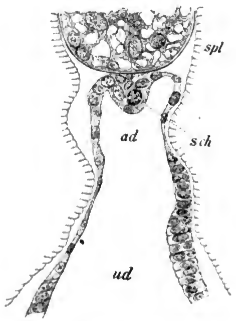
Pachycardier.

§ 339.

Für die Entstehung des Gefäßsystems war es bei Amphioxus ungewiss, in wie weit das *Entoderm* dabei betheiligt ist, denn wenn auch fürs Erste noch keine directen Beziehungen nachgewiesen sind, so scheint mir doch aus manchen guten Gründen ein endgiltiges Urtheil noch nicht feststellbar. Für das *Herz* ist seit Langem die Betheiligung des Entoderms bekannt (innerer Herzschlauch), und eine Betonung des Gegensatzes zwischen Herz und Gefäßen hat für die letzteren auch genetisch etwas Besonderes beansprucht. Die Gefäße sollten ausschließlich Mesodermgebilde sein. Um so werthvoller sind die für Cranioten gesicherten Angaben über den Eintritt des *Entoderms* zum Aufbau des Gefäßsystems, wie sie vor Allem von C. K. Hoffmann von Acanthias gegeben sind. Wie wenig gleichgiltig das Objekt der Forschung ist, lehrt dieser Fall, welchem andere gleichfalls an Haien (aber an jüngeren Gattungen) angestellte Untersuchungen mit dem Ergebnis der Betheiligung des Mesoderms für das Gefäßsystem vorangegangen waren. Dass die ältere Form das primitivere Verhalten besser bewahrt hat als die jüngere, war zu erwarten. Daher ist die *Unterscheidung des Werthes*

auch der Untersuchungsobjecte von größter Wichtigkeit, und der wirkliche Fortschritt der Wissenschaft hat auch darin seine Begründung. Mit der Erkenntnis der *Bedeutung des Entoderms* auch für das Gefäßsystem ist ein zunächst ontogenetisch wichtiger Schritt geschehen, welchem noch keineswegs auch phylogenetische Bedeutung zukommt. Dazu würde der *Nachweis* gehören, dass das Gefäßsystem ein Theil des Darmsystems war, indem es aus demselben hervorging. Das kann Vermuthung sein, aber mit solcher hat die Wissenschaft nicht zu rechnen, mag sie auch immer einen Anreiz zu weiterer Forschung abgeben. Es ist überhaupt die Frage, ob jener Nachweis bei Vertebraten zu liefern ist und ob nicht bei uns unbekannten Vorfahren der Wirbelthiere die Thatsachen günstiger lagen. Damit müssen wir uns für jetzt mit jenem Stücke der Erfahrung bescheiden. So ist denn hier das *Entoderm* außer fürs Herz auch der Ausgangspunkt für große Gefäßstämme, und wir können auf Strecken hin die epitheliale Auskleidung von Gefäßbahnen als entodermaler Abkunft beobachten (Fig. 233). Das *Epithel* der Gefäße ist es, welches die Beziehungen zum inneren Keimblatte forterhält, während nach außen davon das Mesoderm herrscht und den umfänglichsten Theil der gesammten Gefäßwand hervorgehen lässt. Wie jenes Epithel sich verändert, ob es hohe oder niedere, plattenförmige Elemente bildet, ist untergeordnet hinsichtlich der Bedeutung seiner Herkunft, welche es als einen erst den Tunicaten und von da den Vertebraten *gewordenen Erwerb* erscheinen lässt. Diese Bedeutung wird nicht geschwächt durch das Verschwinden dieser Entodermbeziehungen, nachdem das Mesoderm jene Rolle übernommen hat. Ob dadurch eine Rückkehr zum ursprünglichen Zustande oder wiederum etwas Neues sich kund giebt, lassen wir, wie schon oben begründet, dahingestellt sein.

Fig. 233.



Querschnitt eines Embryo von Acanthias vulgaris mit einem Theile der Chorda. *s.ch* Subchorda. *ad* Aortendarm (Anlage der Aorta). *ud* Urdarm. *spl* Splanchnopleura (Darmzellen nur theilweise dargestellt). (Nach C. K. Hoffmann.)

Mit der Ableitung des Gefäßsystems resp. zunächst des Herzens vom *Entoderm* ist vor Allem eine Thatsache ausgesprochen, welche zu den für fast alle Wirbellose geltenden Bilaterien in einem Gegensatze steht. Wir folgern daraus, dass in der Änderung eine schon bei *Tunicaten* aufgetretene Cänogenese zur Geltung gelangt ist, für welche die Bedingungen zu ermitteln sind. Wir haben oben Einiges als causal angedeutet, ohne damit einen Abschluss behaupten zu wollen. Es sollte mit jener Auffassung die allmähliche Entstehung einer entodermalen Anlage an Stelle der alten mesodermalen verständlich gemacht werden, ohne dass dabei die Voraussetzung einer ursprünglichen Gemeinsamkeit des

Darmes und des Gefäßsystems nöthig war. Schon bei den Tunicaten hat die Ontogenese einen langen Weg zurückzulegen, auf welchem Veränderungen ein großer Spielraum geboten ist.

Indem wir in der *entodermalen Genese* des Gefäßsystems der Tunicaten und Vertebraten einen secundären Zustand erkennen müssen, der nur in gewissen Fällen erhalten ist, entsteht die Frage, wie sich hierzu die *mesodermale Genese* bei jenen verhalte, ob sie eine Rückkehr zum ursprünglichen Befunde oder wiederum eine Cänogenese ausdrücke. Wir stehen hier von einer Beantwortung dieser Fragen ab, da in den Thatsachen nichts geändert wird und durch Cänogenese auch etwas Altes entstehen kann, nach den Beziehungen, die neu und alt besitzen.

Die Auffassung der Abkömmlinge von einem Epithel, wie es ja die Keimblätter sind, wieder als Epithel hat eine gedankenlose Anatomie beanstandet und in Endothel umgewandelt, wobei die Mehrzahl wie gewöhnlich Gefolgschaft hat. Berechtigt war jene Benennung zu keiner Zeit, denn das, worauf sie sich stützen sollte, war schon immer hinfällig.

Über die entodermale Genese des Gefäßsystems: C. K. Hoffmann. Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Ein Beitrag zur Kenntnis des unteren Keimblattes. Morph. Jahrb. Bd. XIX. Für Reste dieses Vorganges bei Amphibien: Schwink. Über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.

Das bei den Acraniern noch eines bestimmten Centralorgans entbehrende Gefäßsystem ist bei den *Cranioten* in einen höheren Zustand übergetreten, vor Allem durch die *Ausbildung eines Herzens.* Dieses bestimmt die Bewegung des Blutes, leitet den Kreislauf und vertritt damit functionell die zahlreichen pulsirenden Gefäßstrecken der Leptocardier. Die bei diesen in der Zuleitung von Blut zu den Kiemen gegebene wichtige Einrichtung dauert auch bei den Cranioten in deren niederen Formen an, und das Herz erscheint als *ein Abschnitt der Gefäßbahn* am Anfang des Kiemenarterienstammes. Die Ausbildung einer solchen Gefäßstrecke, wie sie in der ersten Schlauchform auch in der Ontogenese sich darstellt, zu einem Herzen erfolgt durch Verlängerung des Schlauches sowie durch Entfaltung von Muskulatur in der Wand des *Herzschlauches*, welcher die Function der vielfach vertheilten contractilen Gefäßstrecken übernommen hat, woraus ein höherer Zustand entspringt. Dieser entspricht der erhöhten Leistung des Organs, welches das Blut zunächst durch die Kiemen zu bewegen und dabei auf jenen zahllosen engen Wegen Widerstand zu überwinden hat. Durch den Besitz eines dickwandigen Herzens stellen sich die Cranioten als Pachycardier (Haeckel) den Leptocardiern gegenüber.

Durch seine Lage in der Nachbarschaft der Kiemen, unterhalb und hinter denselben, wie durch die ihm zukommende Function wird auch die Ausbildung der Wand des Herzens aufgeklärt. *Wir sehen sie an die Ausbildung der Kiemen geknüpft* und dürfen von daher sie ableiten. Regional *gehört das Herz dem Kopfe an.* Seine erste, durch eine Zellschicht dargestellte Anlage entstammt aus dem Entoderm (Petromyzon, Goette). In das ventrale Kopfcölom eingesenkt, erhält es von der epithelialen Auskleidung einen Überzug, von welchem die Verdickung

der Herzwand ausgeht. Auch später hat es in einem von jenem Theile des *Kopfcöloms* gebildeten Abschnitte seine Lage; dieser Raum ist die *Pericardialhöhle*, der Herzbeutel, die auch auf die Herzwand sich fortsetzende seröse Auskleidung jener Höhle, das *Pericard*.

Die *einfache Schlauchform* des Herzens besteht bei den Cranioten nur vorübergehend. Mit der ontogenetischen Ausbildung des Körpers, der damit Hand in Hand gehenden Steigerung der Leistung des Herzens, auch mit der wachsenden Blutmenge findet eine Erweiterung und Krümmung des Schlauches sowie eine Sonderung in zwei Abschnitte statt. Die Krümmung ist eine Folge des Anpassens des länger gewordenen Schlauches an den gegebenen Raum, für den eine Verlängerung keinen Anlass hat. Die Abschnitte entstehen aus der *doppelten Beziehung des Herzens*, indem es sowohl Blut aufzunehmen als auch dasselbe abzugeben, d. h. weiter zu befördern hat. Der hintere, das Blut aufnehmende Abschnitt hat dadurch eine andere Bedeutung als der vordere, dem die Austreibung obliegt. Beide sondern sich dieser verschiedenen Function gemäß, der erstere bildet sich zu einem weiteren, aber dünnwandigen Raume, dem Vorhof (Atrium oder Vorkammer) aus. Der vordere wird mit dem Empfange einer mächtigen Muskelwand zum Hauptraume oder der Kammer (Ventriculus). Sie erhält auch eine Sonderung gegen die von ihr ausgehenden Gefäßbahnen. Beide Räume stehen durch das *Ostium atrio-ventriculare* mit einander im Zusammenhang. Die Sonderung erfasst damit auch die Gestalt des Herzschlauches, die in eine S-förmige Krümmung überging, so dass der Kammertheil mehr ventral, die Vorkammer mehr dorsal zu liegen kommt. An diese ersten Differenzirungen knüpfen solche der nächst anschließenden Theile des Gefäßsystems, dann zahlreiche am Herzen selbst sich ereignende Veränderungen an, durch welche das seine Leistung ausbildende Organ in der Reihe der Cranioten in mannigfache Zustände übergeführt wird, alle in Anpassung an neue Einrichtungen des Kreislaufs.

Die Entstehung des Herzens bringt die übrigen Blutbahnen als Gefäße dazu in Gegensatz (centrales und peripheres Gefäßsystem). Auch an ihnen erfolgt eine allmähliche Zusammensetzung der Wandung, und der primitive Zustand derselben, in welchem sie nur durch eine einzige Lage von Zellen dargestellt wird, bleibt nur in jenen Abschnitten der peripheren Gefäßbahn erhalten, welche als engste Canäle die *Capillaren* bilden. Man unterscheidet dann die aus dem Herzen führenden Gefäße als Arterien, die zu ihm leitenden als Venen, beide durch die Capillaren zusammenhängend.

Auch in der *Beschaffenheit des ernährenden Fluidums* ist eine Differenzirung erfolgt. Die Formelemente desselben sind gleichfalls nur vorübergehend indifferente Zellen. Sie nehmen eine bestimmte Größe, Form und Färbung an, letztere mit einer bestimmten chemischen Constitution als Träger des Blutfarbstoffs, in der Form erscheinen sie als ovale oder runde Scheiben. So bilden sie die rothen Blutkörperchen, deren Menge dem Blut die Farbe verleiht. Anfänglich bewahren sie vom Zellcharakter noch den Kern, doch auch dieser geht in den höheren Abtheilungen verloren. Sie sind suspendirt in der eigentlichen Flüssigkeit, dem

Plasma. Während die rothen Blutkörperchen im Dienste des Respirationsprocesses stehen, indem sie beim Durchgange durch die Athmungsorgane Kohlensäure gegen Sauerstoff umtauschen, kommt dem Plasma mehr die nutritorische Bedeutung zu. Es durchtränkt, durch die Capillarwand tretend, die Gewebe der Organe. Was auf diesem Wege nicht von den Organen verwendet wird, gelangt mit den Umsatzproducten der letzteren als Lymphe wieder in bestimmte, zunächst interstitielle Räume, welche gleichfalls in besondere auch in der Wandung sich ausbildende Bahnen, die Lymphgefäße, und von da wieder zur Venenbahn führen. Auf diesem Wege kommen gleichfalls Formbestandtheile, *Lymphkörperchen* oder Lymphzellen als indifferente Elemente dem Lymphplasma zu. Sie gelangen mit diesem in die Blutbahn: bilden die *weißen Blutkörperchen, Leucocyten.* So sondert sich ein neuer Abschnitt des Gefäßsystems, dem Ganzen untergeordnet, aber mit besonderen Functionen betraut.

Die Gesammtheit des Gefäßsystems der Cranioten gliedert sich für unsere Darstellung in: 1) das *Herz mit der von ihm ausgehenden Arterienbahn*, die wir zusammenfassen, da die an letzterer im Bereiche des Kiemenapparates vor sich ergehenden Umgestaltungen mit solchen am Herzen, seine Einrichtung beeinflussend, vor sich gehen, 2) das *Arteriensystem* des Körpers, 3) das *Venensystem* und 4) das *System der Lymphgefäße* mit ihrem Zubehör.

Die *erste Sonderung des Gefäßsystems* lässt, so viel Thatsachen auch über die Anlagen von Blutgefäßbahnen bekannt sind, doch noch manche wichtige Frage offen, vor Allem jene über die Betheiligung der Keimblätter. Dass die ersten Bahnen in Beziehung zum Darmsystem stehen, indem sie in der Darmwand auftreten, und dass für das Herz und für die Aorta eine entodermale Anlage bekannt ist, giebt der Vermuthung einer größeren *entodermalen Betheiligung* Raum. Wir meinen dies in Bezug auf primitive Verhältnisse, wie sie vielleicht selten bestehen, jedenfalls in den höheren Abtheilungen nicht mehr vorkommen.

Was die *Entstehung des Herzens* mit Beziehung zu den Kiemen betrifft, oder die *Ausbildung der Pachycardie*, so treten wir einer Prüfung dieser Frage näher, wenn wir einen einfacheren Kiemenkreislauf, ähnlich wie uns ein solcher bei Amphioxus erhalten ist, als den Ausgangspunkt auch für die Cranioten voraussetzen. Dort besteht noch nicht jenes enge und dichte Capillarnetz, wie in den Kiemen. Das Blut findet größtentheils geraden Weg, in den Gefäßbahnen geringeren Widerstand; seine Bewegung bewältigt eine geringere Druckkraft, wie sie von dem Kiemenarterienstamme und seinen Bulbillen ausgeht. Die bestehende Minderzahl der Kiemen bei den Cranioten mussten wir von einer an einem reicheren Kiemenapparate stattgefundenen Reduction ableiten (S. 26 u. f.), welche mit einer Ausbildung der erhalten gebliebenen sich verband. Dass ein solcher Verlust von Kiemen vor sich ging, ist durch viele Thatsachen erwiesen. *Die Reduction fand an hinteren Kiemen statt*, wie uns dort noch jetzt der weiter schreitende gleiche Vorgang, wenn auch unter anderen Verhältnissen, sich darstellt. Mit dem Verschwinden hinterer Kiemen verlor aber auch der Arterienstamm, welcher ihnen vorher Äste entsendete, diese Abzweigung und musste zu einer gleichmäßigen Strecke werden, welche ihre Contractilität der Fortbewegung des Blutes in den vorderen noch an die Kiemen sich verzweigenden Abschnitt des Arterienstammes zu Gute kommen lässt. Damit fände eine Sonderung des Arterienstammes in zwei hinter einander folgende Abschnitte statt, von denen der hintere den *ersten Zustand eines Herzens* repräsentiren möchte.

Auch eine functionelle Sonderung ist dadurch gegeben. Der Herzschlauch, wie wir jenen zweiten Abschnitt des Kiemenarterienstammes nennen können, steht im Übergewichte der Leistung gegen den vorderen, denn er hat das Blut in größerem Maße dem übrig gebliebenen Arterienstamme zuzuführen, welcher es nur an die Kiemen zu vertheilen hat. Das einmal vorhandene Übergewicht wächst aber, und dann nimmt der Herzschlauch der Kiemenarterie den Haupttheil ihrer propulsatorischen Leistung ab und befördert das Blut auch in die Kiemen, wobei der Kiemenarterienstamm nur noch unterstützend thätig ist. Diese Leistung verknüpft sich mit der Ausbildung der Kiemencapillaren einerseits, andererseits mit der muskulösen Verstärkung der Wand des Herzschlauches, welcher dabei die oben angeführten neuen Sonderungen eingeht. In dieser Betrachtungsweise findet auch die Entstehung des Herzens in der Kopfregion Erklärung. Es ist eine dieser Region ursprünglich zugehörige Gefäßstrecke, die nach Aufgabe von hinteren Kiemen in den Herzschlauch überging.

An die Ausbildung der Kiemen knüpft sich wahrscheinlich auch die Entstehung der rothen Blutzellen, die bei Amphioxus noch fehlen. Der Weg des Blutes durch das Capillarnetz der Kiemen ist zu einem bedeutend längeren geworden, so dass die Formbestandtheile des Blutes länger dem Austausche der Gase ausgesetzt sind als auf dem kürzeren Wege, wie ihn die Acranier besitzen.

Von der einfachen gestreckten Form des primitiven Herzschlauches, wie sie bei den *Cyclostomen* sich selbst während der Sonderung erhält, bis zu seiner bei den *Gnathostomen* in eine Schlinge gelegten und erst dann in einzelne Abschnitte gesonderten Form, ist ein weiter Weg, welchen die Ontogenie in sehr zusammengezogenem, verkürzten Zustande darstellt. Es ist wohl zweifellos, dass jener Weg in zahlreiche Einzelstrecken zerfiel, deren jede einzelne dauernd realisirt war. Diese Erwägung macht uns wiederum die große Kluft deutlich, welche die in den Leptocardiern bestehenden Überreste niederster Vertebraten-Zustände von den Pachycardiern scheidet. Die Beziehung des primitiven Herzschlauches zum Kopfe lässt auch dessen Umbildung verstehen. Wenn im Kopfe eine große Anzahl von primitiven Metameren des Körpers sich vereinigt hat, um darin aufzugehen, so ist dieser mit einer Verkürzung der betreffenden Strecke verbundene Vorgang zugleich *als das Causalmoment für die Krümmung des Herzschlauches* zu erachten. Der dem Herzschlauche im Kopfcölom gebotene Raum — die Pericardialhöhle — nimmt nicht in dem Maße an Länge zu, als der Herzschlauch sich mit dem wachsenden Körper verlängert. Die Folge davon ist eine Krümmung des Schlauches, welche allmählich, unter fortschreitender relativer Reduction des Kopfcöloms, *sich zu einer Schlinge gestaltet.* Die Entstehung des Kopfes verbindet sich aber mit der Entstehung des Herzens resp. des ersten Zustandes desselben. Während die Krümmung des Herzschlauches aus ungleichem Wachsthum des Kopfcöloms und des Schlauches selbst sich herleitet, ist die zunehmende Weite des letzteren als Folge der Vermehrung der Blutflüssigkeit anzusehen, wie sie, phylogenetisch allmählich erworben, bei der an das Bestehen von Dotter geknüpften Ontogenese ziemlich rasch zur Erscheinung kommt.

Die eine verkürzte Entwicklung bedingende Dotterbildung wirkt durch ihre Bedeutung für die Ernährung des Embryo auch speciell am Gefäßapparate, und hier vor Allem bei der Entstehung des Herzens als ein die Cänogenese förderndes Moment.

Die Ausbildung des Herzens der cranioten Wirbelthiere, die unter Zunahme der Muskulatur der Wand erfolgt, ist von einer histologischen Veränderung dieser Muskulatur begleitet. Die schon bei Amphioxus vorhandenen contractilen Elemente, welche dort die Wandung vieler Gefäße besetzen, bestehen auch als *glatte Muskelzellen* in der Gefäßwand der Cranioten, sind aber am Herzen derselben durch *»quergestreifte«* ersetzt. Diese quergestreiften Formelemente, in der rasch erfolgenden Contraction wirksamer als die »glatten«, sind aber, verschieden von der quergestreiften Stammmuskulatur, noch in ihren differenzirtesten Zuständen durch Zellen dargestellt, welche sich zu Fasern, und diese wieder zu Netzen unter einander verbinden. Da sie in niederen Zuständen, z. B. noch bei Amphibien, in ihrem Verhalten noch den glatten Muskelzellen nahe stehen, dürfen sie *als aus solchen hervorgegangen* betrachtet werden, *so dass also auch in Beziehung auf solche Muskulatur das Herz als ein differenzirter Abschnitt des Gefäßsystems sich darstellt.*

Veränderung der Anlage in Anpassung an embryonale Ernährung.

§ 340.

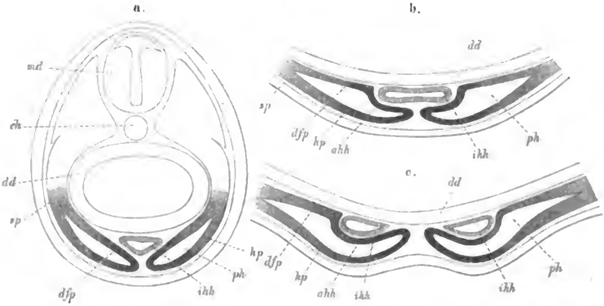
Indem wir das Herz in seiner phyletischen Entstehung von einer Strecke der Gefäßbahn ableiteten und in seinen ersten Zuständen nichts Anderes sahen als einen zu bedeutender Contractilität ausgebildeten Gefäßabschnitt, der median in dem ventralen Kopfcölom seine Lage besitzt, muss es befremden, dass der bei Cyclostomen wie bei Fischen und Amphibien einheitlich angelegte *Herzschlauch* bei den Amnioten eine paarige Anlage besitzt. Bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren besteht *vorübergehend* ein *doppelter Herzschlauch.* Dieses Verhalten könnte bei einer Ableitung jener höheren Wirbelthiere von anderen Zuständen, als die Anamnia sind, Verwerthung finden und so das Bild stören, welches uns die Einheitlichkeit des Vertebratentypus in den übrigen Organsystemen darbietet. Die Herstellung eines Zusammenhanges der differenten Befunde wird dadurch zur Aufgabe, die durch Berücksichtigung nicht nur der ontogenetischen Vorgänge bei der Herzanlage selbst, sondern auch der zeitlichen und räumlichen Verhältnisse einer Lösung entgegengeht.

Die Anlage des Herzschlauches, bei allen gleichartig vom Entoderm der Kopfdarmhöhle aus entstanden, stellt nach ihrer Ablösung vom Darm in dem Ausgangspunkte, den wir bei den Amphibien nehmen, einen unter der epithelialen Darmanlage sich erstreckenden Canal vor (vergl. in Fig. 234a, *ihh*). Gegen diesen erstrecken sich mesodermale Gebilde, die Seitenplatten (*sp*), deren jede einen das ventrale Kopfcölom darstellenden Hohlraum (*ph*) umschließt. Aus der Verbindung dieser Theile mit der epithelialen Herzanlage ersteht die Wand des Herzschlauches, an der die endocardiale Auskleidung aus dem entodermalen Antheile, die übrige Wandung dagegen aus der die sogenannte Darmfaserplatte bildenden Mesodermschicht (Fig. 234c, *dfp*) hervorgeht. Dann haben wir den Herzschlauch von dem paarigen Kopfcölom umgeben, mit dessen Wandung er in der Medianebene durch das Myocard zusammenhängt, Duplicaturen der Darmfaserplatte.

Eine beträchtliche Vermehrung des Dotters ändert jene Verhältnisse. Sie

steht in Zusammenhang mit einer räumlichen und einer zeitlichen Änderung des Zustandes des Organismus: räumlich, indem die Anlagen des Herzens sich breiter

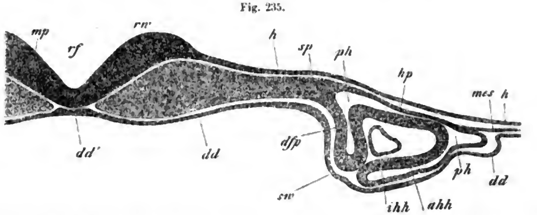
Fig. 234.



Drei Zustände der phylogenetischen Entwicklung der Herzanlage. (Schemata.) a vom **Salamander** nach Differenzirung des epithelialen Herzschlauchs, b davon abgeleitetes Stadium der Sonderung des letzteren, welche in c durchgeführt ist. *md* Medullarplatte. *ch* Chorda. *dd* Entoderm (Darmdrüsenblatt). *sp* Seitenplatte. *dfp* Darmfaserplatte. *hp* Hautplatte. *ph* Cölom (Pericardialhöhle). *ihh* epitheliale Herzanlage (Endocard). *ahh* Anlage des Myocard und des Pericards der Herzwand. (Nach C. Rabl.)

gestalten und bei fortschreitender Zunahme in eine nach beiden Seiten getheilte Anlage übergehen, zeitlich aber durch die mit vermehrter Dotterbildung viel früher erfolgende Entstehung der Herzanlage. Von dem in Fig. 234 a dargestellten, bei Amphibien realisirten Zustande ist der in b abgebildete ableitbar. Er zeigt den

Fig. 235.



Querschnitt durch die Kopfanlage eines **Kaninchenembryo.** *rf* Rückenfurche. *rw* Rückenwülste. *h* Hornblatt (Ectoderm). *sw* Seitenwand der breit rinnenförmigen Kopfdarmhöhle. *mes* ungetheiltes Mesoderm jenseits der Herzanlage. *mp* Medullarplatte. Alle übrigen Bezeichnungen wie in voriger Figur. (Nach Kölliker.)

epithelialen Herzschlauch (*ihh*) in die Breite entfaltet, aber in denselben Beziehungen zu seiner Nachbarschaft. Diese bestehen auch noch in dem folgenden Zustande, wie c ihn wohl darstellt, aber die epitheliale Anlage des Herzens ist

getheilt, und um jede legt sich der betreffende Abschnitt der Pericardialhöhle (*ph*). Rücken bei früherem Auftreten dieser Sonderungen die beiderseitigen Anlagen noch weiter aus einander, so werden sie sich der Anlage des Körperstammes mehr nähern, und daraus geht endlich der Zustand hervor, wie ihn Fig. 235 von einem Säugethiere darstellt, und wie er ähnlich auch bei anderen Amnioten erscheint. Es ist nicht schwer, alle Verhältnisse der Anlage in Fig. 235 durch die Zwischenstufen b und c der Fig. 234 auf a zurückzubeziehen oder vielmehr sie von daher abzuleiten. Die frühe Sonderung der Herzanlage hat ihre Bedeutung erlangt durch den Werth des Dottermaterials für den Aufbau des Organismus, was sich *durch die Entfaltung der Blutgefäße aus dem Dottersack* ausspricht. Mit der weiteren Ausgestaltung der Körperanlage — unter Schwinden des Dottermaterials — tritt von vorn her eine Vereinigung der beiderseitigen Herzschläuche ein und es entsteht ein *einheitliches Herz*, wie es der phylogenetische Ausgangspunkt vorstellt.

Der Zustand des »Doppelherzens« ist also auf die Ontogenese beschränkt, aus einer Anpassung speciell an nutritorische Einrichtung entsprungen, mit denen er sein Ende erreicht. Er bietet ein sehr eclatantes Beispiel der *Cänogenese*, welche hier Einrichtungen entstehen lässt, die in keinem ausgebildeten Vertebratenorganismus realisirt sein können, denn *das Causalmoment liegt in dem der Darmwand zugetheilten Dottermaterial*, dessen Verbrauch mit dem Auftreten der Function der Darmwand für die von außen her aufgenommene Nahrung zu Ende läuft.

Die Verbreitung des Doppelherzens bis zu den Säugethieren, bei denen kein Dotter vorhanden ist, lässt erkennen, wie seine Erhaltung nicht ausschließlich an den Dotter sich knüpft, wenn auch die ganze Einrichtung durch das Auftreten des Dotters bedingt war. Aus jenem Zustande des Dotterbesitzes, von welchem auch die Säugethiere sich herleiten, ist die Duplicität der Anlage erhalten geblieben und tritt zugleich früher auf, in einer Periode, da die Kopfdarmhöhle nach vorn breite, offene Räume bildet, welche die beiderseitigen Herzanlagen trennen. So bestehen hier auch räumliche Bedingungen für die Verdoppelung.

Die Ableitung der Genese des Doppelherzens vom einfachen Zustande s. bei C. Rabl, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XII.

Allgemeine Anordnung des Blutgefässsystems der Cranioten.

In der allgemeinen Anordnung des Gefäßsystems ergeben sich für alle Cranioten manche als fundamental zu betrachtende Verhältnisse, welche zum Theil an die der Acranier anknüpfen. Aus dem Herzen wird das Blut zu den Kiemenbogen geleitet. Der Stamm der *Kiemenarterie* sendet zuerst zwei, den vordersten Bogen zugetheilte Äste ab, welche eine Zeit lang allein bestehen. Sie vereinigen sich dorsal zum Stamme der Aorta. Bald folgen noch andere, je zwischen den übrigen Kiemen geordnete Gefäße, welche den Stamm der Kiemenarterie mit der *Aorta* verbinden. Diese *Arterienbogen* entsprechen also im Allgemeinen den Kiemenbogen, wie sie auch am Skelet Ausdruck finden.

Man unterscheidet jetzt die aus den Kiemen rückführenden Gefäße als *Kiemenvenen*, wobei die Richtung des Blutstromes in Bezug auf die Kiemen ausschließlich

maßgebend ist. Die Arterienbogen sind damit aufgelöst, aber in ihren Abkömmlingen bleiben sie continuirlich.

Aus der oberhalb des Darmes verlaufenden Aorta findet die Vertheilung von Arterien im Körper statt, vorzüglich zum Darm und den aus ihm gesonderten Organen, und der Verlauf der zur Aorta tretenden Arterienbogen in der Wand der Kopfdarmhöhle verkündet gleichfalls eine enge Beziehung zum Darmsystem. Am Darme sammeln sich rückführende Gefäße (*Venen*), im primitivsten Zustande subintestinal. Eine solche Vena subintestinalis führt das Blut zum Herzen zurück (Cyclostomen), und nach der Entstehung der Leber löst sie sich in dieser in ein Capillarnetz auf und wird dadurch zur *Pfortader*, während die Fortsetzung zum Herzen die Lebervene vorstellt. An diesen dem Darmsystem eng angeschlossenen Zustand des Gefäßapparates reiht sich die Ausdehnung desselben auf die Körperwand. Venenstämme sammeln jederseits das Blut, vom Kopfe her als *Jugularvenen*, vom Rumpfe als *Cardinalvenen*, und vereinigen sich mit dem Ende der Lebervene zu einem in den Vorhof des Herzens führenden *Sinus venosus*.

Das Verhalten der Gefäßbogen, welche den Kiemenbogen zugetheilt sind, lässt ihnen im primitiven Zustande nur geringe Bedeutung für die Athmung zukommen und bildet damit eine Instanz für die Annahme einer ursprünglich größeren Anzahl. Nur diese Voraussetzung lässt die Einrichtung respiratorisch werthvoll erscheinen (s. Kiemen). Die bei den Cranioten vorhandene Minderzahl dieser Gefäßbogen wird aber compensirt durch die Auflösung eines jeden derselben in ein *Capillarnetz*, welches mit der Entstehung der Kiemenblättchen in diesen Vertheilung nimmt. Vom Gefäßbogen bleibt dann nur der Anfang und das Ende bestehen, ersteres stellt das zuführende Gefäß, die Kiemenarterie, letzteres das abführende, die Kiemenvene, vor, wie oben schon angedeutet. Aus den Kiemenvenen sammelt sich die Aorta. Damit ist ein neuer Abschnitt der Gefäßbahn entstanden, durch welchen der Organismus die Athmung vollzieht, und diese Einrichtung beherrscht die niederen Abtheilungen. In den höheren kommt es noch zur gleichen Anlage der Arterienbogen, aber diese treten bei den Amnioten nicht mehr in eine Capillarauflösung, da die Kiemen nicht zur Ausbildung gelangen. Da an den Arterienbogen durch neue Beziehungen Umgestaltungen eintreten, die, wieder auf das Herz zurückwirkend, an diesem neue Einrichtungen hervorrufen, so wird die Darstellung jenes Bogensystems von der des Herzens nicht zu trennen sein. Wir lassen sie daher jeweils jener des Herzens folgen.

Das Herz als Kiemenherz.

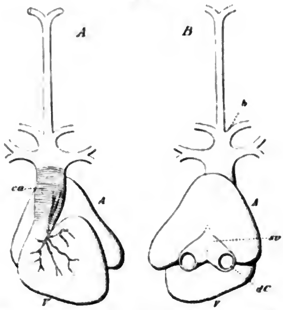
Herz und Kiemengefäfse bei Fischen.

§ 341.

In seiner ursprünglichen Bedeutung als ein das Blut zu den Kiemen beförderndes Organ besteht das Herz bei den Fischen, es ist ein *Kiemenherz*. Ein das Venenblut sammelnder *Sinus venosus* leitet in die *Vorkammer*, an welche die

Kammer sich anschließt. Aus dieser setzt sich der Kiemenarterienstamm, meist mit einer bulbusartigen Anschwellung beginnend, fort. Wie die Function des Herzens mit den Kiemen in Connex steht, so wird auch die Lage durch diese bestimmt. Es findet sich unterhalb und etwas hinter den letzten Kiemen. Da die Kiemen vom Kopfe ab weit am Rumpfe hin Platz genommen haben, wie bei den Cyclostomen, besonders bei *Myxinoiden*, ist auch das Herz weit nach hinten gerückt. Auch bei den Selachiern ist eine vom Kopfe entferntere Lage vorhanden unter dem meist verbreiterten letzten Copularstück der Kiemenbogen, während bei Ganoiden und Teleostei mit der Beschränkung der Kiemen auf die Kopfregion noch das primitivere Verhältnis besteht. Es findet sich dann oberhalb der ventralen Verbindung des Schultergürtels, der auch, besonders bei spitzwinkeliger Vereinigung der beiden Cleithren, bei Teleostei für die äußere Gestaltung der Kammer von Einfluss ist.

Fig. 236.



Herz von Squatina vulgaris. Mit den Arterienstämmen *A* von vorn (ventral), *B* von hinten (dorsal) gesehen. *sv* Sinus venosus. *dC* Ductus Cuvieri. *A* Vorkammer (Atrium). *V* Kammer (Ventrikel). *ca* Conus arteriosus. *b* Ende des Conus arteriosus.

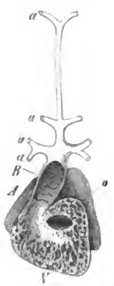
Der das Herz umschließende Herzbeutel bewährt sich bei den *Myxinoiden* durch seine offene Verbindung mit der Leibeshöhle als ein Abschnitt des Cöloms und bietet diesen Zusammenhang noch bei Ammocoetes, während er im Petromyzonzustande verloren geht. Dagegen ist der primitivere Zusammenhang bei *Selachiern* erhalten (Monro), aber in einen Canal umgestaltet, der bei den Rochen mit zwei Schenkeln vor dem oberen Theile des Magens in die Bauchhöhle ausmündet. Auch den Stören kommt die Communication zwischen Herzbeutel und Leibeshöhle zu.

Die drei unterschiedenen Abschnitte des Herzens liegen in primitiven Zuständen hinter einander, was sich in den Larvenstadien von *Petromyzon* noch zu erkennen giebt (Goette). Mit der Ausbildung der *Kammer* kommt diese in ventrale Lage zur Vorkammer, und dadurch wird auch der *Sinus venosus der ersteren* näher gebracht. Da der Sinus durch die Vereinigung von Venen entsteht, ist seine Gestaltung von der Art der Vereinigung und von dem Umfange jener Venen abhängig. Den bedeutendsten Antheil an der Sinusbildung besitzen paarige, von der Seite herkommende Stämme, die beiden *Ductus Cuvieri* mit deren von der Leber kommenden Venen (V. hepaticae), die auch, zum Sinus verbunden, einen einheitlichen Stamm bilden können. Je nachdem die eine oder die andere zum Sinus tretende Vene das Übergewicht besitzt, entstehen mannigfache Zustände des Sinus, indem dann der Hauptraum des Sinus differenten Venen zufallen kann.

Die Mündung des Sinus venosus ins Atrium wird von zwei mannigfach modificirten *Klappen* seitlich umgeben, welche, schräg angeordnet, an den beiden Enden mit der Vorhofsmuskulatur in Verbindung stehen. So bei Cyclostomen, Selachiern und Knochenfischen, denen sich von den Ganoiden Amia anschließt. Bei den übrigen Ganoiden ergeben sich manche weiter unten zu berücksichtigende Eigenthümlichkeiten. Der meist sehr weite und dünnwandige *Vorhof* (*Atrium*), stets dorsal von der Kammer gelegen, zeigt sich in seiner Gestalt zunächst dem vom Pericard gebotenen Raum angepasst und legt sich häufig mit lateral- und ventralwärts gerichteten Ausbuchtungen (Auriculae) theils an die Kammer, theils vor dieselbe, bei Selachiern, auch bei Ganoiden den Conus arteriosus, bei Teleostei den Bulbus arteriosus mehr oder weniger umfassend.

Die Wand des Vorhofs entfaltet ihre Muskulatur in meist ramificirten Zügen, die sich streckenweise in parallelem Verlauf auflösen (Musculi pectinati). Ein starkes Muskelbündel zieht an der ventralen Vorhofswand, von der Nähe des Ostium atrioventriculare im Bogen zur vorderen und dorsalen Wandstrecke und vertheilt sich an diese Flächen (Selachier, Teleostei). (Vergl. Fig. 236.)

Fig. 237.



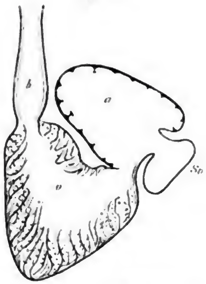
Herz von Squatina vulgaris. Die vordere Wand der Kammer und des Conus arteriosus ist weggenommen, so dass sowohl der Binnenraum des letzteren, als jener der Kammer und die Muskelbalken der Wand sichtbar sind. *A* Vorhof. *V* Kammer. *B* Conus arteriosus. *o* Ostium atrioventriculare mit den beiden Klappen. *a* Kiemenarterien.

An der *Kammer* ist bei den Selachiern die Krümmung des primitiven Herzschlauches erhalten geblieben und meist schon äußerlich, immer jedoch innerlich erkennbar, indem das Ostium atrioventriculare (O. venosum) nicht hinter, sondern mehr lateral (links) von dem aus der Kammer führenden Ostium (O. arteriosum) liegt (Fig. 237). Bei den Ganoiden ist jener Zustand in der äußeren Form der Kammer wenig mehr erkennbar, am meisten noch beim Stör, indess er innerlich durch die Lage der Ostien sich noch angedeutet erhalten hat. Bei den Teleostei ist er mit der schon bei den Knochenganoiden erworbenen äußeren Symmetrie der Kammergestalt auch innerlich weniger erkennbar, aber nie geht jenes Verhalten gänzlich verloren. Die Kammer hat dabei, durch die oben berührte Anpassung an die Verbindung der Cleithren, bei der Mehrzahl eine dreiseitige Pyramidenform angenommen.

Die *Kammerwand* ist durch die Entwicklung ihrer Muskulatur ausgezeichnet. Diese erfolgt keineswegs in compacten auf einander folgenden Schichten, wie wir sonst die Muskularisirung von Canälen auftreten sehen, sondern in Form eines Maschenwerkes, welches allmähliche Verdichtungen erhält. Die Zunahme geht von außen nach innen vor sich, und so können radiär gerichtete Bälkchen erscheinen, welche ebenso gestellte Räume abzugrenzen scheinen, wie es bei Knochenfischen (Fig. 238 *v*) der Fall ist. Man erhält dadurch die Vorstellung einer vollständigen Zerlegung der muskulösen Kammerwand während ihres Aufbaues, wenn nicht jene auf Durchschnitten zum Vorschein kommenden Septen in einiger

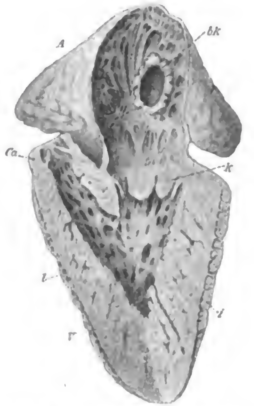
Entfernung von einander doch wieder Durchbrechungen darböten, an deren Grenzen sie wieder mit einander verbunden sind. Das ergiebt sich aus der Vergleichung von Schnittserien. Das mit der Volumzunahme der Kammer immer mehr sich

Fig. 238.



Herz von *Salmo fario* (Embryo). Durchschnitt mit der Anlage der Räume in der Kammerwand. *Si* Sinus venosus. *a* Vorkammer. *v* Kammer. *b* Bulbus arteriosus.

Fig. 239.



Herz von *Acipenser sturio*. Längsschnitt der Vorkammer *A* und Kammer *V*. *bk* Klappen an der Mündung des Sinus venosus. *Ca* Beginn des Conus arteriosus. *k* Klappen am Ostium atrioventriculare. *i*, *l* äußerste Schicht der Kammerwand mit dem lymphoiden Apparate.

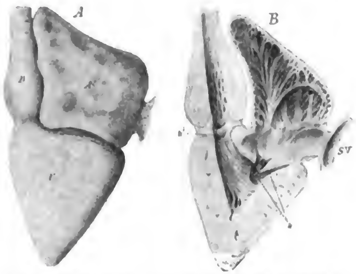
ausbildende Balkenwerk (Fig. 238) theilt bei den Selachiern der äußersten compacten Schicht eine mächtigere spongiös gebaute Lage zu (Fig. 239), deren Maschenräume sowohl unter einander, als mit dem Hauptraume der Kammer communiciren. Zwischen den feineren Muskelbälkchen sind hin und wieder stärkere Balken bemerkbar. Das die Kammer füllende Blut gelangt somit aus dem meist wenig ansehnlichen Hauptraume der Kammer *in die Räume der spongiösen Wandung*, welche eine größere Blutmenge aufzunehmen im Stande sind. Wir beachten diesen Umstand, da wir aus ihm neue Sonderungen wichtiger Art werden hervorgehen sehen.

Die Entfaltung der spongiösen Beschaffenheit der Kammerwand bietet schon bei Selachiern graduelle Verschiedenheiten dar, und die Innenfläche der Kammerwand zeigt häufig nur einzelne Öffnungen, größere oder kleinere, welche in die Räume der Spongiosa führen (s. Fig. 237). Durch Zunahme der Muskelbalken (*Trabeculae carneae*) werden die Zwischenräume verkleinert, und die Kammerwand erlangt damit eine mehr compacte Beschaffenheit, wie bei den Ganoiden

und Teleostei (Fig. 240). Immer aber sind an der Innenfläche verschiedene Öffnungen erkennbar, welche in den Rest jener bei Selachiern reicheren und weiteren Räume der Spongiosa einführen.

Am *Ostium atrioventriculare* bestehen gewöhnlich zwei häutige Klappen, welche gegen die Kammer einragen und nicht selten vermehrt und dann von sehr ungleicher Größe sind. Nur ihr Rand ist frei, während die Basis auf verschieden großen Strecken mit dem Kammerwandrest sogar mit discreten Muskelbalken in Verbindung steht oder auch mit sehnigen Fäden, wie bei Acipenser (Fig. 239 *k*). Man sieht auf dem Durchschnitte in Fig. 239 vier solcher Klappen, zwei von der Fläche, zwei im Schnitte liegend, und erkennt an den ersteren die zu ihnen tretenden Sehnenzüge, welche von der Muskelwand ausgehen. Die ganze in manchen Andeutungen oder Spuren auch bei Knochenfischen bestehende Einrichtung bildet den Anfang zu einem erst in höherer Abtheilung zu mächtiger Entfaltung gelangenden Apparat, welchem eine Differenzirung der Kammerwand zu Grunde liegt.

Fig. 240.



Herz von **Salmo salar**. *A* von der linken Seite, *B* rechte Hälfte im Durchschnitte. *sv* Sinus venosus. *A* Vorkammer. *V* Kammer. *B* Bulbus arteriosus. *k* Atrioventricularklappen. *k'* Klappen am Ostium arteriosum der Kammer.

Für das Verhalten der Kammerwand ist beachtenswerth, dass sie gemäß der Krümmung des entsprechenden Abschnittes des primitiven Herzschlauches die auf die beiden Ostien treffenden Abschnitte durch einen bedeutend einspringenden Pfeiler der Muskelwand von einander geschieden zeigt. In dem Pfeiler hat man sich die Achse zu denken, um welche der Ventrikeltheil des Herzschlauches sich bog. Je nach der Gestalt der Kammer kommt diesem Pfeiler, der ein Stück Kammerwand ist, eine etwas verschiedene Lage zu. Wir sehen ihn in Fig. 240 an der hinteren Wand bis zu der Stelle, wo er auf die Schnittfläche fällt, emportreten und ihn da die beiden genannten Kammerräume von vorn her trennen. In Fig. 240 *B* zeigen sich die Muskelzüge an ihm in spiraligem Verlaufe, da hier das Ostium atrioventriculare von der bei Selachiern linksseitigen Lage in eine mehr hintere (dorsale) getreten ist. Es springt hier von der ventralen Seite her dorsalwärts vor und lässt rechterseits einen kleineren Kammerraum, von dem sich linkerseits um ihn herum ziehende größere unterscheiden.

In der Gestaltung des **Vorhofs** bestehen zahlreiche, größtentheils von der erwähnten *Anpassung* ableitbare Verschiedenheiten, die im Ganzen untergeordneter

Natur sind. Am bedeutendsten sind diese Differenzen bei den Teleostei. In zwei gleiche seitliche Hälften gebuchtet finde ich das Atrium von Syngnathus. Solche sind nur Weiterbildungen des bei anderen Teleostei herrschenden Verhaltens, indem allgemein das Atrium den Bulbus arteriosus von beiden Seiten her umfasst. Fig. A und B lassen das in klarer Weise erkennen. Bei Selachiern ist das noch wenig, mehr bei Stören, mit den Teleostei übereinstimmend bei den Knochenganoiden ausgeprägt.

Bezüglich des Verhaltens der Wand des Atriums giebt sich der Beginn einer Balkenbildung schon bei Embryonen (Fig. 238), wenn auch bedeutend gegen die Kammerwand zurücktretend, zu erkennen. Allmählich wird unter Zunahme der spongiösen Structur der continuirliche Vorkammerraum verengt. So ist er es schon bei Acipenser, wie in Fig. 239 zu erkennen ist. Noch mehr kommt das bei Teleostei zum Ausdruck, und damit verbindet sich zugleich eine für die Function der Vorkammer sehr wichtige Änderung der Anordnung der Muskulatur. Von der Nähe der Kammerwand entspringen vorn ausgehend mächtige Muskelzüge, welche sich an der Wand des Atriums sowohl vorwärts als auch dorsal mehr oder minder bogenförmig vertheilen (Fig. 240 *B*) und in ihrer Wirkung die spongiöse Vorhofswand gegen das Ostium atrioventriculare ziehen. Damit wirkt diese Muskulatur auf eine Entleerung des Vorhofs in die Kammer, und auch im übrigen Verhalten lässt bis in Einzelheiten der Anordnung die Muskulatur des Vorhofs diese Bedeutung erkennen. Auch die Richtung des Ostium venosum des Vorhofs und seine theilweise Fortsetzung in den letzteren selbst (Fig. 236) darf hier nicht übersehen werden. Alles ist der Sicherung der Blutbewegung dienstbar.

Für die Wirksamkeit der beim Stör (Fig. 240 *B, k*) vorhandenen zahlreichen kleinen Klappenbildungen am Ostium venosum der Vorkammer wird wohl der systolische Zustand des letzteren Voraussetzung sein.

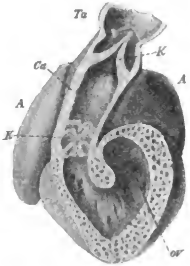
§ 342.

Während bei den Cyclostomen ein einfacherer Zustand des Ostium arteriosum der Kammer sich erhält und zwei häutige Klappen, wohl als Faltungen der innersten Schicht zur Ausbildung gelangen, entsteht bei den Gnathostomen ein complicirterer Apparat. Aus der Kammer geht rechts und nach vorn gerichtet ein in die Arterie fortgesetztes Rohr hervor, welches durch seine von der Kammer her kommenden Muskelbelege einen Herzabschnitt vorstellt, der in der Regel sogar etwas gegen die Kammer hin abgesetzt ist. Dieser muskulöse »Arterienstab«, wie man ihn nannte, oder Conus arteriosus, der, wie ich nachwies, von dem auch den Cyclostomen zukommenden *Bulbus arteriosus* unterschieden werden muss, besteht bei Selachiern und Ganoiden. Er lässt an seiner Innenwand einen Apparat entstehen, welcher dem Verschlusse des arteriellen Ostiums dient, und nur zu dieser Leistung erscheint die ganze Einrichtung entstanden. Im Gegensatze zum Bulbus muss der an ihn aber auch aus dem Conus sich anschließende *Truncus arteriosus* unterschieden werden, aus welchem die Arterien hervorgehen. In der Figur 241 ist dieser Abschnitt an einem Selachierherz sichtbar, ebenso in schon früher angegebenen Figuren. Indem der Conus den Weg zum Truncus vermittelt, ist er für die Blutbahn allerdings nur im Allgemeinen von gleicher Bedeutung.

Bei *Selachiern* bildet die Intima des Conus arteriosus mit dessen Entstehung

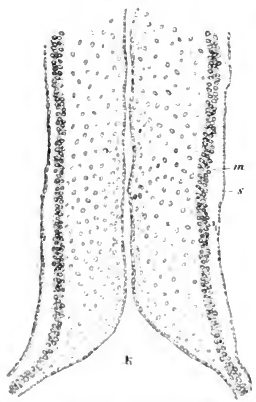
mehrere stark vorspringende Längswülste (3—4, in manchen Fällen wohl auch mehr). Sie verlaufen durch die Länge des Conus, und zwischen den stärkeren sind schwächere, meist von minderer Länge wahrzunehmen. Die Grundlage dieser Wülste bildet Gallertgewebe, so dass sie unter der Einwirkung der Muskulatur gegen einander gepresst das Lumen verschließen, während im diastolischen Zustande der Blutstrom wohl größtentheils zwischen ihnen aus der Kammer in die Arterie gelangt. Diese primitive Einrichtung darf als eine den niedersten Gnathostomen dauernd zugekommene gelten, die sich mit der Entstehung des Conus verband. Sie bildet aber nur eine Vorstufe für neue Sonderungen, denn *aus den Längswülsten entstehen Längsreihen von Klappen.* Dem bei dem Verschlusse des Conus vermittels der Längswülste von der Arterie her sich rückstauenden Blute kommt bei der Entstehung der Klappen die Hauptwirkung zu. Das sich rückstauende Blut formt zuerst die vorderen Enden der Wülste zu ebenso vielen taschenförmigen Vertiefungen, und indem es, zwischen den Wülsten eindringend, in diesen selbst wieder Einbuchtungen bildet, lässt es die Wülste *in einzelne, hinter einander folgende Klappen* sich auflösen, die aber mehr oder minder den primitiven Zusammenhang durch sehnige, von einer Klappe zur anderen ziehende Fäden bewahren.

Fig. 241.



Herz eines Scymnus (?). Kammer und Conus arteriosus im Längsschnitt. *OV* Ostium atrio-ventriculare. *A* Atrium. *Ca* Conus arteriosus. *Ta* Truncus oder Bulbus arteriosus. *K, K* Klappen.

Fig. 242.



Längsschnitt durch den Conus arteriosus eines Acanthias-Embryo von 5 cm Länge. *m* Ringmuskelschicht. *s* Serosa. *k* Kammer.

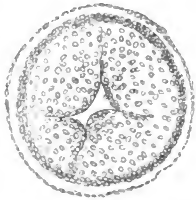
Der schon längst (JOH. MÜLLER) als eine *Fortsetzung der Kammer* beurtheilte *Conus arteriosus* der Fische erhält sich in seinem primitiven Zustande längere Zeit. Embryonen (von 5 cm Länge) von *Acanthias* boten mir noch den primitiven Zustand der Längswülste, wie Fig. 242 auf einem Längsschnitte, Fig. 243 im Querschnitt ihn darstellt. Die Function konnte hier nur durch die aus der Kammerwand auf den Conus fortgesetzte, ringförmig angeordnete Muskulatur (Fig. 242 *m*) geleistet werden, in einem Verschlusse der zwischen den Wülsten oder vielmehr ihren freien Rändern vorhandenen

Spalten, wobei auch noch der terminal von den Wülsten auftretende Beginn der späteren ersten Klappenreihe in ihrer Anlage in Betracht zu kommen hat.

Die längere Dauer dieses Verhaltens spricht für einen sehr allmählichen Erwerb.

Auch bei **Ganoiden** ist die Differenzirung der Klappen auf einen langen Zeitraum ausgedehnt. Ein junges Exemplar von *Lepidosteus* bot die Klappen noch auf einem ontogenetisch sehr weit von dem späteren Verhalten entfernten Zustand, wie solches weiter unten dargestellt ist. In Fig. 243 ist für die erste (oberste) Klappenreihe dies bei Acanthias zu überblicken und dabei zugleich ein Beispiel zu erkennen für die Art und Weise, durch welche die Sonderung zu Stande kommt. Auch das Verhalten der nicht aus den größeren Längswülsten hervorgehenden Gebilde, als in rudimentärem Zustande verbleibende Klappen, ist erkennbar. Für diese ist die Beziehung auf einen indifferenten Zustand von Wichtigkeit, sie begründen für den ganzen Apparat einen noch nicht zur Regelmäßigkeit gelangten Befund, wie es auch aus der Vergleichung mehrerer Individuen einer und derselben Art, im Gegensatze zu den homologen Einrichtungen in den höheren Abtheilungen hervorgeht. Die Variation ist noch nicht vollständig der Constanz gewichen.

Fig. 243.



Querschnitt durch den Conus arteriosus eines gleichen Acanthias-Embryo. Von der Mitte der Länge des Conus.

Fig. 244.

A. B.



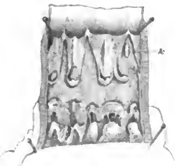
Querschnitte durch die oberste Klappenreihe eines Lepidosteus von 36 cm Länge. *A* nahe der Basis der Klappe. *B* von einer höher liegenden Stelle. *a, b, c, d* vier sich ausbildende Klappen. *e, f, g, h* rudimentäre Klappenbildungen, zum Theil noch als Längsleisten sich verhaltend.

In dieser Einrichtung liegt, obwohl sie noch innerhalb der Fische sich rückbildet, doch ein überaus wichtiger Apparat vor, von weittragender morphologischer

Bedeutung, für wesentliche in den höheren Abtheilungen der Gnathostomen zum Ausdruck kommende Umgestaltungen des Gefäßsystems.

Bei den einzelnen Abtheilungen der Selachier ergeben sich die in Längs- und Querreihen angeordneten Klappen in ziemlich mannigfachem Verhalten. Bald schließen sie in jeder Längsreihe dicht an einander, bald besteht zwischen den vordersten, die an der Grenze des Bulbus stehen, und den mehr der Kammer genäherten eine Lücke, immer jedoch sind *die ersteren am bedeutendsten ausgebildet* (Fig. 245) und im Stande, bei Rückstauung des Blutes aus dem Bulbus den Conus gegen den letzteren abzuschließen. Damit tritt an die vorderste Querreihe eine höhere Leistung.

Fig. 245.



Conus arteriosus von Acipenser, ausgebreitet von der Innenfläche gesehen. *k* Klappen. (Nach STÖHR.)

Dieselbe Einrichtung besteht auch bei den *Chimären* und *Ganoiden*, bei den Knochenganoiden sogar mit einer bedeutenden Vermehrung der Zahl der einzelnen Klappen und einem engeren Zusammenschluss derselben in den Längsreihen. Diese erhalten sich sogar bei Lepidosteus (Fig. 244 *A*, *B*) längere Zeit in vervollständigter Sonderung der Einzelklappen. Da die letzteren mit bedeutender Verdickung vorragen, zum großen Theil rigide Gebilde sind, die sich bei der Kammersystole keineswegs der Conuswand anschmiegen, so muss der Blutstrom zu einem nicht geringen Theile auf *einem durch die Klappenreihen getheilten Wege* den Conus passiren. *Den Längswülsten kommt also hier schon die Bedeutung einer, wenn auch nur längs der Peripherie des Conus ausgeführten Theilung des Blutstromes zu.*

Der Schwerpunkt der functionellen Bedeutung liegt aber auch hier auf den vordersten Querreihen. Es ist bemerkenswerth, dass diese vorderste Klappenreihe schon bei Selachiern mit ihrer parietalen Befestigung auf die Wand des Bulbus arteriosus übergreift; mehr ist dieses bei Ganoiden der Fall, am meisten bei Amia, dessen Conus zugleich bedeutend verkürzt ist. Hier nehmen die auf zwei reducirten, langgezogenen Klappen der Vorderreihe ihre Befestigung zum größten Theile an der Bulbuswand, und dem Conus kommen nur noch zwei Querreihen kleinerer Klappen zu. Die hier bereits begonnene *Reduction des Conus* ist *bei den Teleostei vollständig*, und nur bei wenigen bleibt ein unbedeutender Rest, aus Muskelbelegen erkennbar, erhalten, wie bei Butirinus und Osteoglossum (BOAS), von denen der erstere an dem betreffenden Abschnitte noch eine zweite Klappenreihe trägt. Die beiden gegen den *Bulbus* gerückten vorderen Klappen sind dann die einzigen. Nachdem sich bei manchen der übrigen Teleostei nur noch unbedeutendere Reste eines Conus erkennen lassen, auch diese bei den meisten verschwunden sind, ist eine Umgestaltung vollzogen, welche mit einer Ausbildung des Bulbus sich verknüpft, indem an diesem eine durch *Zunahme der elastischen Schichten* gebildete Verstärkung der Wand und dadurch auch die charakteristische Form sich darstellt. Der *elastische Bulbus compensirt die verschwundene Contractilität des Conus*, wenn auch während eines anderen Actes der Herzthätigkeit.

Der Bulbus arteriosus erscheint in der Form, die ihm den Namen gab, an der Stelle des Conus, wie ein Ersatz desselben (Fig. 244 *A*, *B*, *b*). Es ist aber keine Umwandlung des Conus, sondern eine Neubildung, die am Ende eines den Conus betreffenden regressiven Processes auftreten muss. Wenn der bei Selachiern aus dem Conus hervorgehende Arterienstamm (Fig. 244 *B*) sich in seiner Gemeinsamkeit zu einer längeren Strecke entfaltet, während der muskulöse Conus sich fortschreitend verkürzt, so ist ein neuer Arterienabschnitt entstanden, welcher unter partieller Verdickung seiner Wand die Form eines Bulbus erhält. Mit dem Verschwinden des Conus ist aber das Herz der *Teleostei* auf einen Zustand gelangt, von welchem aus keine Verbindungen mit höheren Abtheilungen bestehen.

Bei Cyclostomen (Petromyzon) erhält das Pericardium von einem breiten, in Zacken auslaufenden Fortsatz des letzten Kiemenbogens eine knorpelige Stütze. Verbindungen der Kammer mit dem Pericard kommen beim Stör und bei Teleostei vor, meist indem ein Strang von der vierten Kammerspitze ausläuft.

S. MECKEL, Vergl. Anat. Bd. V. S. 175.

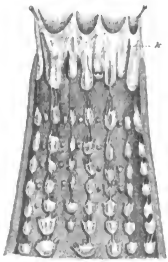
Eigenthümlich sind lymphoide Gewebsmassen, welche dem Herzen der Störe auflagern (s. R. HERTWIG, Die lymphoiden Drüsen auf der Oberfl. des Stör-Herzens. Diss. Bonn 1872). Der *Vorhof* ist der in seiner äußeren Gestaltung variabelste Abschnitt des Herzens. Besonders sind die ventral gerichteten Claviculae durch Einschnitte etc. mannigfach gestaltet. Einen vorderen Anhang finde ich am Vorhofe von Balistes, in zwei seitliche Hälften getheilt fand ich ihn bei Syngnathus.

In den Atrioventricular-Klappen zeigt sich bei Acipenser eine Vermehrung auf 3–4, bei Orthagoriscus auf 4, darunter zwei kleinere.

Die *Klappen des Conus arteriosus* der Selachier und Ganoiden bieten sowohl in ihrer Beschaffenheit als auch in der Zahl des Vorkommens und in der Anordnung bedeutende Verschiedenheiten, aus welchen die große morphologische, vielleicht auch physiologische Bedeutung dieses Apparates hervorleuchtet, die uns auch bei den *Dipnoern* wieder begegnen wird. Im Baue der Klappen ergiebt sich an den vorderen die Übereinstimmung, dass sie stets die Taschenform darbieten, während die der hinteren Reihen differente Zustände besitzen. Bei den *Notidaniden* sind es zungenförmige Vorsprünge, deren vordere Reihe durch kurze Sehnenfäden gleichfalls an die Conuswand befestigt wird (Zungenklappen). Ähnlich verhält sich auch Scymnus und die hinterste Klappenreihe von Mustelus. Es sind die niedersten Zustände dieser Gebilde. Bei den übrigen Selachiern sind sie mehr oder minder zu Taschenklappen umgebildet, indem die Zunge mit breiterer Basis sich befestigt und jene Sehnenfäden mehr auf die Seite des freien Randes treten, von wo sie bald zur Conuswand, bald auch zu den Klappen der nächst vorangehenden Querreihe verlaufen. Auch rudimentäre Klappenbildungen kommen vor, sie können ganze Querreihen repräsentiren oder auch zwischen ausgebildeten Klappen einer Querreihe bestehen. Bei den Selachiern herrscht die Dreizahl in den Längsreihen vor. Unter den Rochen besteht ein engerer Zusammenschluss der ersten Reihe an die folgenden, deren 2–3 vorkommen. Auch bei Cestracion und Mustelus ist dies der Fall. Unter den Haien ist eine Trennung der vordersten Reihe von 2–3 hinteren Querreihen durch einen längeren Zwischenraum die Regel. Bei Squatina ist aber der Anschluss der Vorderreihe an vier hintere vorhanden, und bei Acanthias findet man in diesem Zwischenraume noch Rudimente von zwei Querreihen, davon die der ersten als leichte Querleisten an den verlängerten Basen der constanten Vorderreihe stehen. Von den Basen der letzteren ausgehende Verdickungen der Canalwand sind auch die sonst freien Klappen-

interstitien von Hexanchus vorhanden. Von den **Ganoiden** zeigen die *Störe* den engsten Anschluss an die Selachier, indem Acipenser hinter den drei Klappen der ersten Reihe noch drei Querreihen besitzt, jede aber mit 4—5 Klappen (Fig. 246). Eine bedeutende Vermehrung zeigt sich bei *Lepidosteus* und *Polypterus*, bei welchen die transversale Anordnung mehr in eine longitudinale übergeht, vorzüglich dadurch, dass die oben erwähnten Längsverbindungen der Klappe ausgebildeter vorkommen. An 2—5 große vordere Klappen schließen sich bei Polypterus drei Längsreihen von je 8 etwas kleineren Klappen an, zwischen welchen wieder Längsreihen noch kleinerer Klappen sich finden. Lepidosteus besitzt bis zu 7 Längsreihen, jede aus einer ähnlichen größeren Klappenzahl zusammengesetzt, und dazwischen noch mehrere (5) Reihen kleinerer Bildungen, so dass hier die reichste Entfaltung des Apparates besteht, in Vergleichung mit Amia, bei welchem auf zwei lange vordere Klappen nur noch zwei Querreihen kleinerer Klappen folgen. Die Zahl der Klappenreihen der erst genannten Knochenganoiden ist keine feste, sie ist größer bei älteren Thieren als bei jüngeren, so dass hier, bestimmt bei Lepidosteus, Nachbildungen von Klappen vor sich gehen. Der Conus arteriosus dieser Ganoiden befindet sich daher im Zustande einer Ausbildung und stellt sich dadurch zu jenem von Amia in einen Gegensatz, wo nicht bloß durch die geringe Zahl der hinteren Klappen und zwischen größeren befindliche kleinere, sondern auch zwischen den vordersten Klappen durch verdickte Längsfalten, die als Rudimente von Klappen anzusprechen sind, der regressive Weg der Einrichtung Ausdruck findet. Dieser leitet zu den Teleostei hinüber, während das Verhalten von Lepidosteus zu den Dipnoern führt.

Fig. 246.



Conus arteriosus von **Lepidosteus**, erwachsen, ausgebreitet, von der Innenfläche gesehen. *k* Klappen. (Nach STÖHR.)

Der rudimentäre *Conus arteriosus der Teleostei* ist durch die Verminderung der Muskulatur ausgezeichnet, von welcher auch bei Notopterus noch ein Rest besteht (BOAS). Bei den übrigen ist auch dieser geschwunden; dann ist das Rudiment in der die Klappen tragenden schmalen Verbindungsstrecke zwischen dem Ventrikelende und dem Bulbus zu suchen, welches durch Bindegewebe dargestellt wird. Bezüglich der *Klappen* ist das Vorkommen von zwei kleineren zwischen den großen Taschenklappen hervorzuheben, wobei Anklänge an die Befunde bei *Ganoiden* bestehen. JOH. MÜLLER beschrieb sie bei Xiphius, BOAS von Salmo, ich fand sie bei Orthagoriscus. Von einer Mehrzahl von Klappen haben zwei sich weitergebildet, indem sie auch die Function der anderen übernahmen, welche nur als Rudimente fortbestehen. Der *Bulbus arteriosus*, bei *Selachiern* und *Ganoiden* mit glatter Innenwand (Fig. 241) versehen, ist bei *Teleostei* häufig durch ein vorspringendes elastisches Balkennetz ausgezeichnet, mit vorherrschender Längsrichtung der Züge. Es verliert sich erst gegen das vordere Ende des Bulbus.

Mit der allmählichen Differenzirung des Herzens erhält dasselbe ein besonderes Gefäßsystem. Bei den Fischen kommen solche Ernährungsgefäße des Herzens den Selachiern und Ganoiden (Stör) zu und sollen den Knochenfischen nach HYRTL (Sitzungsberichte der K. Acad. zu Wien. Bd. XXXIII. S. 572) fehlen. Jedenfalls ist dies nicht allgemeine Regel, denn ich finde sehr ausgebildete Gefäße z. B. bei Orthagoriscus. Drei Arterien gelangen vom Bulbus aus zur Kammerwand, und Venen sammeln sich auf der letzteren und gelangen in eine zwischen Kammer und Vorkammer verlaufende Kranzvene.

Auf der Kammer verlaufende Gefäße sind jedoch auch bei anderen Teleostei constant zu beobachten.

Über das Herz der Fische: TIEDEMANN, Anat. d. Fischherzens, Landeshut 1809. J. MÜLLER, Ganoiden, o. c., Arch. f. Anat. u. Phys. 1842. GEGENBAUR, Jen. Zeitschr. Bd. II. STÖHR, Morph. Jahrb. Bd. II. BOAS, Morph. Jahrb. Bd. VI. S. 322. GEGENBAUR, Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

§ 343.

Der aus dem Herzen das venöse Blut den Kiemen zuführende Arterienstamm verläuft ventral zwischen den beiderseitigen Kiemen nach vorn und giebt auf diesem Wege die *Kiemenarterien* ab. Bei den Cyclostomen entspricht die Zahl derselben jener der Kiementaschen, deren jede bei den Myxinoiden ihre eigene Arterie erhält, die am äußeren Kiemengange ein die vordere und hintere Wand der Tasche mit radiären Ästen versorgendes Kreisgefäß bildet. Bei Petromyzon verläuft jede Kiemenarterie in der die Kiementaschen trennenden Scheidewand und vertheilt sich in je zwei Taschen, während die vorderste für ihre vordere Hälfte aus dem getheilten Ende des Kiemenarterienstammes und die letzte für ihre hintere Hälfte aus dem Arterienstamme selbst Zweige empfangen. In der Versorgung jedes Kiemensackes durch zwei verschiedene Arterien ist die fernerhin bestehende Einrichtung vorgebildet.

Die aus der Entstehung des Kopfes entspringenden Veränderungen sind in beiden Abtheilungen verschiedener Art und betreffen zum größten Theile vordere Bogen. In vielen Punkten machen sie noch genauere Feststellungen wünschenswerth, so dass wir hier jene Verhältnisse übergehen müssen.

Für die Gnathostomen bietet sich im Aufbau des Kopfes eine reiche Quelle von Veränderungen auch der größeren Arterien. Da ist es namentlich der Bereich der *Kiefer- und der Zungenbeinbogen*, wo diese Umgestaltungen des Gefäßsystems Platz greifen, welche wir beim Skelet hervorgehoben haben. Speciell für die Arterien ist es das *Auge* und das Gehirn, für welche beide Organe andere Einrichtungen in Anspruch genommen werden. Bezüglich des Gehirns hat man sich zu erinnern, dass dessen vorderer Abschnitt der älteste Theil ist (*Urhirn*, Archencephalon), welchem zugleich die beiden höheren Sinnesorgane angehören. Die Entstehung eines Organs wie des Auges ist uns bezüglich causaler Momente noch unbekannt, und damit bleibt auch die Beziehung zu den Blutgefäßen noch ein Problem, wie weit auch das rein anatomische Verhalten derselben in stetem Fortschritte der Kenntnis sich befindet. *Anpassungen an die am Vordertheil des Kopfes aufgetretenen neuen Organisationen bilden den Ausgang der Veränderungen der vorderen Arterienbahnen.*

Zu dem Verhalten der der vorderen Kopfregion zugetheilten Arterien stehen die übrigen, wesentlich den Kiemen zukommenden in auffallendem Gegensatze, vor Allem durch die Gleichartigkeit ihrer Vertheilung. Dem entspricht auch der Befund des Skelets sowie der Kiemen selbst, worin Wiederholungen sich aussprechen, so dass das Verhalten der Blutgefäße für die gesammte Serie der Kiemen

nichts Neues erfährt, so lange für die Kiemen selbst keine Umgestaltungen oder auch Rückbildungen stattfinden.

Der aus dem Conus arteriosus bei Selachiern sich fortsetzende Kiemenarterienstamm lässt seine Äste in verschiedener Combination abgehen. In der Regel entspringen die den drei hinteren Kiemen zugehenden nahe am Anfange des Arterienstammes bei einander, und dann findet eine rasche Abnahme des Calibers des Stammes statt, wogegen der weite Anfang bedeutend contrastirt. Die Arterien nehmen ihren Weg zwischen den Kiementaschen, so dass je eine an deren zwei sich vertheilt, und die vorderste Tasche für ihre vordere Wand die vorderste aus dem Arterienstamm abgehende Arterie empfängt. Da diese Kiemenblattreihe dem Hyoid angefügt ist, so hat auch die Arterie Beziehungen zu diesem und stellt eine *Art. hyoidea* vor, wie die folgenden einem Kiemenbogen zugetheilt. Die an *die Umgestaltung des ersten primitiven Kiemenbogens zum Kieferbogen* geknüpfte Veränderung im Bereiche der ersten Kiementasche ist verknüpft mit Änderungen des Kreislaufes dieser Gegend.

Die erste, dem Kiemenbogen zugetheilte Kiemenarterie, welche zur Spritzlochkieme verläuft, bildet sich nicht mit den übrigen in gleichem Schritte aus, sie erfährt eine Rückbildung, nachdem sie unterwegs mit einem Aste der ersten Kiemenvene sich in Verbindung gesetzt hat. So erhält die Spritzlochkieme arterielles Kiemenvenenblut, wird zur *Pseudobranchie*, während die hier austretende Vene die vorzugsweise das Auge versorgende *Carotis anterior* (*interna*) vorstellt. Indem die erste von der Kieme des Hyoidbogens kommende Kiemenvene zum zuführenden Gefäße der Pseudobranchie geworden ist, verliert die Arteria mandibularis ihre Bedeutung. Die Pseudobranchie empfängt arterielles Blut, und ihr Capillarnetz ist in die arterielle Bahn eingeschaltet. Die Kieme selbst hat ihren respiratorischen Werth verloren, und die Vene der Hyoidkieme wird der Verbindung mit dem Anfange der Aorta entzogen, so dass die letztere wesentlich nur aus den Venen der übrigen Kiemen sich sammelt.

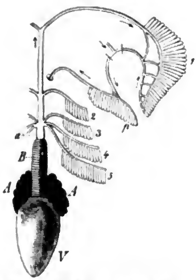
Die *Kiemenvenen* sammeln sich mit starken Wurzeln aus je der vorderen und der hinteren Wand einer Kiementasche und bilden für jede Tasche bei manchen einen der inneren Mündung der Tasche benachbarten Gefäßring (Raja), aus welchem die zur Aorta sich fortsetzenden Stämmchen (*Aortenwurzeln*) kommen, indess bei anderen diese die directen Fortsetzungen der Kiemenvenen sind, die auf verschiedene Weise jederseits sich unter einander vereinigt haben. Aus den ersten Kiemenvenen oder aus deren Vereinigung entspringt noch eine Kopfarterie — *Carotis posterior* — welche bei den Haien von der anderseitigen getrennt bleibt, bei den Rochen und bei den Chimären sich mit dieser verbindet und so einen *Circulus cephalicus* an der Schädelbasis abschließt. Aus diesem geht dann die Carotis posterior hervor.

Auch eine Arterienkreuzung kann in diesem Gebiete, aus Anastomosenbildung entstanden, vorhanden sein (Scyllium), und im Übrigen fehlen zahlreiche Variationen nicht, die im Zusammenhange Wichtigkeit besitzen.

Die Umwandlung der Spritzlochkieme in eine Pseudobranchie besteht auch noch bei Ganoiden, von denen die *Störe* mit Selachiern übereinstimmende Befunde erkennen lassen, aber durch die relativ viel geringere Größe des Auges eine Differenz in der Mächtigkeit des betreffenden Gefäßstammes das Ganze verschieden erscheinen lassen. In etwas weiterer Entfernung davon erscheinen die Befunde der *Knochenganoiden*.

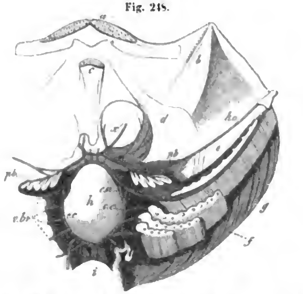
Betrachten wir die Befunde bei dem jene Kiemengebilde besitzenden *Lepidosteus* (Fig. 247). Die vorderste aus dem Stamme der Kiemenarterie kommende Arterie *1* tritt zur *Opercularkieme*, die folgenden Äste (*2—5*) zu den am ersten bis vierten Kiemenbogen befindlichen Kiemen. Aus der Opercularkieme sammelt sich das Blut in eine Vene, welche eine Fortsetzung der Vene des ersten Kiemenbogens — (die Art. hyoidea-opercularis, J. MÜLLER) — aufnimmt und sich zur benachbarten *Pseudobranchie* begiebt. Aus dieser leitet wiederum ein Gefäß — als Carotis anterior (interna) — zu ähnlicher Verbreitung wie bei Selachiern. Die übrigen Kiemenvenen vereinigen sich zur Aorta, nachdem aus der ersten noch eine Carotis posterior (externa) entsprang.

Fig. 247.



Kiemenarterie und Opercularkieme von Lepidosteus osseus. *V* Kammer. *A*, *A* Vorkammer. *B* Conus arteriosus. *a* Stamm der Kiemenarterie. *1* Nebenkieme (Opercularkieme). *p* Pseudobranchie (Spritzlochkieme). *2*, *3*, *4*, *5* 1.—4. Kiemenbogenkieme. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstroms an. (Nach zwei Figuren von JOH. MÜLLER.)

Fig. 248.



Kiemenvenen und Gefäße der Pseudobranchie von Gadus callarias. Unterkiefer, Kiemenapparat und Zungenbein sind in der Mittellinie gespalten und nach den Seiten ausgespannt (die rechte Seite ist nicht vollständig dargestellt). *a* Prämaxillare. *b* Unterkiefer. *c* Vomer. *d* Gaumenbein und Flügelbein. *e* Zungenbein. *f* Kiemenbogen. *g* Membrana branchiostega. *h* Basis cranii. *i* vorderes Ende der Schwimmblase. *pb* Pseudobranchie. *v.br* Kiemenvene. *cc* Circulus cephalicus der Kiemenvenen. *ca* Carotis posterior. *ho* Arteria hyoideo-opercularis aus der Verlängerung der ersten Kiemenvene; giebt einen Ast an die Nebenkieme und geht dann in den Circulus cephalicus ein. *x'* Art. ophthalm. magna. (Nach JOH. MÜLLER.)

Der Bulbus arteriosus der Teleostei lässt eine der primitiven Kiemenbogenzahl entsprechende Anzahl von Arterien entspringen, von denen die erste als Art. hyomandibularis bezeichnet wird, da sie, vor das Hyoid gelangend, von diesem umwachsen wird, also dasselbe durchsetzt. Eine zweite Arterie verläuft hinter dem Hyoid und ist die Art. hyoidea. Die dritte bis sechste Arterie ist dem 1.—4. Kiemenbogen zugetheilt, wo nicht Reductionen des letzteren Bogens auch eine Veränderung der Arterien hervorriefen.

Während die zu den Kiemen gelangenden Arterien keine besonderen Umgestaltungen eingehen, sind solche im Bereiche der beiden ersten Arterien bemerkenswerth, die gemäß dem Ausfalle der Opercularkieme in etwas anderer Art als bei den diese Kieme noch in Function besitzenden Selachiern sich darstellen. Die Art. hyomandibularis verläuft ursprünglich gleichfalls zur Pseudobranchie, nachdem sie das Hyomandibulare durchsetzt und vorher noch die Hyoidarterie aufgenommen hat; aber mit ihr tritt eine Verlängerung der ersten Kiemenvene ventral in Communication, so dass nunmehr arterielles Blut in der Pseudobranchie zugeleitet wird. Dieses Gefäß (Fig. 248) (A. hyoideo-opercularis, J. MÜLLER) umgiebt aber das Hyoid. Die

Hyomandibular-Arterie hat dann ihre Bedeutung verloren und schwindet ebenso wie die Hyoid-Arterie, von der nur noch die Endstrecke sich erhält. Bei einem Theile der Knochenfische (z. B. bei Gadus, Salmo) bleibt diese Einrichtung, indess sie bei anderen (z. B. Esox) eine Rückbildung erfährt, indem jene Fortsetzung der ersten Kiemenvene zur Pseudobranchie schwindet und die letztere ihre Arterie aus dem Circulus cephalicus empfängt. Der Stamm der Kiemenarterie theilt sich dann nur in die zu den Kiemen verlaufenden Äste. Seine beiden ersten Äste haben ihr Gebiet anderen Gefäßen überlassen und sind sammt der vordersten Fortsetzung des Stammes verschwunden.

Die Umgestaltungen der Arterienbahn im vorderen Kopfgebiete haben bei den Fischen keineswegs ihr Ende erreicht. Sie setzen sich auch weiterhin in die höheren Abtheilungen der Vertebraten fort, und hier ist es das **Auge**, in dessen *Arterien* nicht nur der schon bei Fischen gemachte Erwerb in veränderter Form sich forterhält, sondern auch oftmals ontogenetisch jene Beziehungen deutlich zu erkennen giebt, aus denen er allmählich entsprang.

Von der hierher gehörenden umfassenden Literatur führen wir an: JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Dritte Fortsetzung. Über das Gefäßsystem. Berlin 1841. J. HYRTL, Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. Denkschriften der Wiener Academie 1858. Derselbe, Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus, ebenda 1858. Derselbe, Die Kopfarterien der Haifische, ebenda 1872. R. DEMME, Das arterielle Gefäßsystem von Acipenser ruthenus, ebenda 1860. F. MAURER, Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. Morph. Jahrb. Bd. IX. H. VIRCHOW, Die Spritzlochkieme der Selachier und die Augengefäße der Selachier. Verhandl. der physiol. Gesellschaft zu Berlin 1889.

Beginn der Scheidung des Herzens.

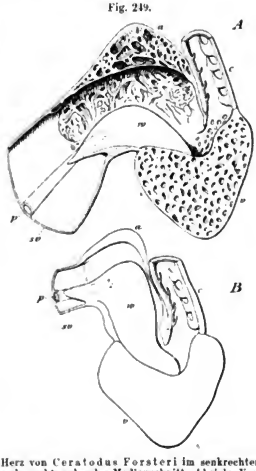
§ 344.

Veränderungen der Athmungsorgane haben schon bei den Teleostei manche Eigenthümlichkeit in dem Verhalten der großen, aus dem Bulbus arteriosus entspringenden Gefäßstämme und damit in der Anordnung der Hauptbahnen hervorgerufen, allein diese Zustände blieben ohne Rückwirkung auf das Herz. Auch bei den *Knochenganoiden* ist das Herz noch Kiemenherz geblieben, doch zeigt sich hier eine neue Erscheinung, *indem der Sinus venosus nähere Beziehungen zum Vorhofe gewinnt.* Bei *Polypterus* mündet die Vena hepatica mit zwei gesonderten, über einander liegenden Ostien ins Atrium, und jederseits vom anderen dieser beiden mündet ein Ductus Cuvieri aus (RÖSE), während bei *Lepidosteus* der linke Ductus Cuvieri mit der Lebervene einerseits, andererseits der rechte Ductus Cuvieri gesonderte Mündungen besitzen. *Es ist also in beiden Fällen, in jedem auf andere Art, ein Theil des Sinus in den Vorhof einbezogen.* Einer neuen Vorbereitung für Sonderungen am Herzen begegnen wir in dem Verhalten der Gefäße der Schwimmblase. Dieses Organ ist, obwohl noch keine Lunge in vollem Sinne, doch einer theilweisen respiratorischen Function fähig (s. oben), so dass das aus ihm zum Herzen zurückkehrende Blut, wenn es auch aus den Kiemenvenen sich abzweigt, doch eine Erhöhung seiner arteriellen Beschaffenheit empfangen hat,

sobald es durch die Schwimmblasenvene dem Herzen zugeleitet wird. Wir nehmen also an, dass die Schwimmblasenarterie minder arterielles Blut zuführt, als die Vene zuleitet. Während bei *Lepidosteus* in der Gefäßversorgung der Schwimmblase noch ein enger Anschluss an das Verhalten der Teleostei besteht, sind bei den niederen Knochenganoiden besondere Gefäße vorhanden, und die Schwimmblasenarterie entstammt der letzten Kiemenvene (*Amia*) oder der Vereinigung derselben jederseits zur Aortenwurzel. Die beiden Schwimmblasenvenen vereinigen sich bei *Polypterus* und *Amia* zu einem gemeinsamen Stamme, welcher bei letzterem in den linken Ductus Cuvieri, bei Polypterus dagegen in medianer Lage direct in einen vom Ende der Lebervene vorgestellten Abschnitt des Sinus venosus führt, dessen Wand er schräg durchsetzt. Wir sehen also hier einen Fortschritt *in der größeren Selbständigkeit der Vene*, die ihr Blut *näher dem Herzen* dem Körpervenenblut beimischt.

In diesen Befunden lässt sich der Weg zu einer ferneren Differenzirung des Herzens erkennen, wie solche bei den Dipnoern auftritt, bei denen eine Lunge als entschieden respiratorisches Organ besteht. Am Herzen der Dipnoer ist der Sinus venosus mehr als bei den *Ganoiden* in die Länge gestreckt, aber er theilt mit *Lepidosteus* die an der dorsalen Atriumwand weit nach vorn gerückte Ausmündung, wobei er zugleich ohne schärfere äußere Abgrenzung in die Wand des Atriums übergeht. An der letzteren ist die zwischen Sinus venosus und Kammer gelegene ausgedehnte Strecke zu einem dicken Wulst ausgebildet, welcher in den Ventralraum bis ins Ostium atrio-ventriculare vorspringt (Fig. 249 *A*, *w*) und wahrscheinlich auch die dorsale Atrioventricular-Klappe aufgenommen hat. Die Mündestelle des Sinus wird dadurch *in eine rechte und eine linke Hälfte getheilt.* Die der Schwimmblasenvene der Ganoiden entsprechende Lungenvene (*p*) bildet gleichfalls einen einheitlichen Stamm, welcher, der Sinuswand angeschlossen, *links von jenem Wulste* in das Atrium ausmündet (Fig. 249 *A*, *p*), indess rechterseits der Sinus selbst ins Atrium sich öffnet. Es ist somit hier die bereits bei Ganoiden

Fig. 249.



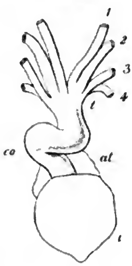
Herz von Ceratodus Forsteri im senkrechten mehr rechts gehenden Medianschnitt. *A* bei der Vorhofdiastole. *B* Vorhofsystole. *sv* Sinus venosus. *p* Lungenvene, deren links befindliche Endstrecke mit Punktirung dargestellt ist. *w* Wulst an der Vorhofwand. *a* Vorhof. *v* Kammer. *c* Conus arteriosus mit den Klappen. (Nach Boas.)

aufgetretene *Einbeziehung eines Abschnittes des Sinus venosus in den Vorhofsraum* wiederum, wenn auch in anderer Weise, zum Vollzug gekommen. Die Sinus-

klappen aber sind wahrscheinlich zum Theil in jene Wulstbildung übergegangen, wie sie ja nichts Anderes als Theile der Wand gewesen sind, während mit jener Einbeziehung des Sinus an der Mündung der Pulmonalvene zwei diese umgebende neue Klappen, theilweise in der Fortsetzung der Venenwand, wahrscheinlich durch die Einbeziehung der Venenmündung ins Atrium, entstanden. Die rechte Klappe ist bedeutender als die linke, sie zieht sich bogenförmig gegen den Wulst, um sich mit ihm zu verbinden (Protopterus) und lässt dadurch das Lungenvenenblut nicht weiter in den Vorhof, sondern direct zum Ostium atrio-ventriculare gelangen. Das dem *Vorhofe zugeführte Blut wird somit bei der Systole auf verschiedenen Wegen zum Ostium atrio-ventriculare geführt*, und der Vorhofsraum ist während dieses Actes durch den Anschluss der vorderen Atriumwand an den Wulst (vergl. Fig. 249 *B*) vollständiger in zwei Räume geschieden. Das von der Vorhofswand einspringende muskulöse Balkenwerk findet sich bei Protopterus bedeutender als bei Ceratodus entfaltet und stellt hier die erste Andeutung eines Septum atriorum vor (Röse). Sie macht sich auch äußerlich in einer Einziehung der Oberfläche des Vorhofes bemerkbar.

Im Bau der *Kammer* stimmen die *Dipnoer* mit Selachiern und anderen Fischen im Allgemeinen überein, indem auch hier eine spongiös gebaute Kammerwand nur einen relativ kleinen Binnenraum bestehen lässt. Gegen diesen springt dorsal der mehrerwähnte Wulst vor, während ventral der *Conus arteriosus* aus der Kammer entspringt (Fig. 249 *A*). Wie bei Selachiern und Ganoiden besitzt er einen Muskelbelag. Die bei Selachiern (am meisten bei Scymnus) bemerkbare Biegung des Conus nach der linken Seite ist bei den Dipnoern in eine doppelte scharfe Krümmung ausgebildet. Eine erste, nach rechts sehende Krümmung wird durch eine zweite, nach links gerichtete ausgeglichen, und aus dieser setzt sich das Ende des Conus zu dem die Arterien entsendenden Bulbus fort, welcher sich äußerlich vom Conus nicht absetzt. Die *Krümmung* des Conus ist durch ihr regelmäßiges Auftreten eine sehr charakteristische Einrichtung, welche sowohl mit einer Verlängerung dieses Abschnittes, als auch mit den inneren Sonderungen in Zusammenhang steht. Da das Herz schon durch die Venenmündungen im Atrium fixirt ist, muss eine Verlängerung des Conus in der Krümmung zum Ausdruck gelangen, und weiterhin bildet die *verschiedene Werthigkeit der einzelnen Strecken des Klappenbesatzes der Innenfläche* eine neue und wichtige Instanz.

Fig. 250.



Herz von Ceratodus in ventraler Ansicht. *t* Kammerthor. *at* Vorhof, etwas collabirt. *co* Conus arteriosus. *t* Ende desselben. *1, 2, 3, 4* Arterienbogen. (Nach Boas.)

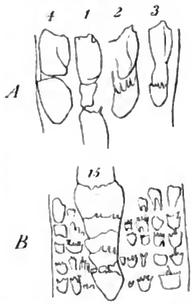
An der Innenfläche des Conus arteriosus springen höchst wichtige Klappenbildungen vor, die an jene von Ganoiden (Lepidosteus) erinnern. Bei Ceratodus bestehen mehrfache Längsreihen, im vorderen Abschnitte des Conus auf vier reducirt, im hinteren zahlreicher. Die vordersten sind wenig von einander verschieden,

besitzen besonders in der ersten Querreihe gleichmäßige Ausbildung, während die hinteren sich sehr different verhalten. Eine dieser Längsreihen, aus acht *wenig von einander gesonderten Klappen* zusammengesetzt, bildet eine gemäß der Krümmung des Conus *spiralig* verlaufende, stark vorspringende Falte. Diese besteht ähnlich auch bei Protopterus, indess die übrigen Klappen nur in Rudimenten vorhanden sind. Die *Spiralfalte* ist hinten an der ventralen Conuswand befestigt, vorn dagegen lateral und zwar rechts. Die *Bahn durch den Conus arteriosus wird durch die Falte* in zwei Wege geschieden, welche unter der Einwirkung der Muskulatur des Conus zu temporärem Abschlusse gegen einander gelangen. Dabei correspondirt der am Beginn des Conus links befindliche Weg jenem Theile der Kammer, gegen welchen die Pulmonalvene ausmündet, indess der rechtsseitige Weg das aus dem Sinus venosus entleerte Blut empfängt. *Die im Atrium begonnene Scheidung der Blutbahnen ist also auch auf den Conus arteriosus fortgesetzt, und der bei Ganoiden und Selachiern vorhandene Klappenapparat fand mit der Ausbildung einer Längsreihe zu einer Spiralfalte für die Scheidung des Blutes eine höchst wichtige Verwerthung.*

Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung erhellt aus dem Verhalten der aus dem arteriellen Truncus hervorgehenden Arterien, sowie des übrigen daran angeschlossenen Gefäßapparates.

Die Klappen im Conus arteriosus stehen bei *Ceratodus* in den ersten Querreihen, aber auch noch hin und wieder in den folgenden, in engem Anschluss an die bei Lepidosteus und Polypterus vorhandenen Befunde. Sie sind zum Theil nicht nur taschenförmig, sondern auch mit feinen, zur Wand tretenden Sehnenfäden versehen. Die Klappen der Längsfalte senden die Sehnenfäden zu den vorhergehenden Klappen und entsprechen auch sonst jenem Zustande, wie ich ihn bei einem jungen Lepidosteus beschrieben. An der Einknickungsstelle des Conus zieht nur die Längsfalte hindurch, mit einer etwas längeren Klappe, zu deren Seiten sich keine anderen finden. Die dritte Querreihe ist somit bis auf jene Klappe reducirt. Das Verhalten der folgenden Querreihen mit dem Ende der Längsfalte ist aus nebenstehender Figur (251 *2*) zu ersehen.

Fig. 251.



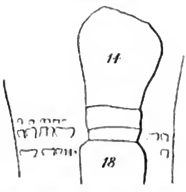
Klappen aus dem Conus arteriosus von Ceratodus. *A* vom vorderen Abschnitt, *B* vom hinteren Abschnitt. *1, 2, 3, 4* Längsreihen der vorderen Klappen. Die Mittelreihe *1* in eine mit der *15.* Klappe beginnende hintere Längsreihe fortgesetzt. (Nach Boas.)

Bei *Protopterus* sind die den drei vordersten Klappen der Längsfalte angehörigen Theile völlig verschmolzen, auch mit den folgenden, die unter sich nur Andeutungen einer Trennung wahrnehmen lassen. Auch sind die übrigen Klappen der Querreihen nur im letzten Abschnitte und da nur rudimentär vorhanden (Fig. 252). Aber im vordersten Theile des Conus ist außer den in die Längsfalte übergegangenen Klappen noch eine, die schon bei Ceratodus groß war, erhalten geblieben. Sie bildet eine längere, nach hinten ausgedehnte Falte, welche als *zweite Längsfalte* die Sonderung des Conusraumes in die beiden erwähnten Wege

vervollständigt. Diese Trennung setzt sich dann auf die Arterien fort, indem beide Längsfalten, vorn sich vereinigend, in die Wandstrecke zwischen dem dorsal und ventral abgehenden Stamme übergehen.

Für den *Beginn der Scheidung* des Herzens sind die *Ausgangspunkte* von hoher Bedeutung; es ist nicht die den ältesten Theil des Herzens vorstellende *Kammer*, von welcher die ersten, hier zur Wichtigkeit gelangenden Veränderungen ausgehen, von welch großem Werthe auch die Muscularisirung der Kammerwand ist, noch ist es die zur Kammer gehörige *Vorkammer*, sondern es sind die beiden Enden der Kammer, welche für die Scheidung wirksam sind. Da ist zuerst der *Sinus venosus* mit den in ihn mündenden Venen, wo Veränderungen zum Vorschein kommen, dann ist es der Conus arteriosus, welcher Theil nimmt, und wie für den Sinus die Venen in Betracht kommen, so für den Conus die Arterien, beides Abschnitte der Peripherie. *Von daher geschieht die Einwirkung auf das Herz als dem Centralorgan des Kreislaufes*, und damit giebt sich der *Einfluss der Peripherie* auf innere Umgestaltung wieder an einem Organsystem und schließlich das Beherrschtsein der Organisation durch die Außenwelt kund, wie wir es schon bei anderen Organsystemen erfahren haben.

Fig. 252.



Aus dem hinteren Abschnitt des Conus arteriosus von Protopterus. *14, 18* Klappen aus dem Ende der mittleren Reihe. (Nach Boas.)

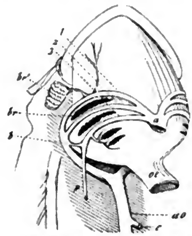
§ 345.

Wie im Bau des Herzens, besonders im Verhalten des Conus arteriosus der beiden Dipnoertypen, sich ein Fortschritt aussprach und Protopterus den höheren, Ceratodus den niederen Zustand vorstellte, so zeigt sich auch an *den großen Gefäßstämmen*, die aus dem Bulbus hervorgehen, ein gleicher Befund. *Ceratodus* lässt aus einem sehr kurzen Bulbus arteriosus drei Arterienpaare hervorgehen, davon eines, mehr dorsal befindlich, sich wieder in zwei spaltet. Vier Kiemenarterien begeben sich somit zur ersten bis vierten Kieme derart, dass die mehr dorsal gelagerten zur dritten und vierten, die mehr ventralen zur ersten bis zweiten Kieme verlaufen. Jeder Kiemenarterie entspricht an der Basis cranii eine Kiemenvene, die das arteriell gewordene Blut ableitet, und diese vereinigen sich jederseits in einen nach hinten convergirenden Stamm, nachdem die dritte und vierte Kiemenvene sich schon vorher mit einander verbunden haben (Fig. 253). Die beiderseitigen Gefäßstämme treten dann zur Bildung der *Aorta* zusammen. Vom Anfang der jederseitigen Sammelgefäße, zunächst der Einmündung der ersten Kiemenvene in dasselbe, setzt sich die Carotis interna fort, so dass man diese in nähere Beziehung zur ersten Kiemenvene, oder vielmehr aus ihr entspringend, betrachten darf. Von der vierten Kiemenvene dagegen wird jederseits eine *Lungenarterie* (Fig. 253 *p*) entsendet. In letzterer Beziehung wird man an Knochenganoiden erinnert, deren vierte Kiemenvene, wenn auch mit manchen

Modificationen, die Arterie für das Äquivalent der Lunge oder die Schwimmblase hervorgehen ließ. Die linke Pulmonalarterie ist hier die bedeutendere.

Die anders gestalteten Verhältnisse der Kiemen bei *Protopterus* kommen hier an den Gefäßbahnen zum Ausdruck, ohne dass jedoch die Ableitbarkeit der letzteren von ähnlichen Zuständen, wie sie bei Ceratodus bestehen, verloren gegangen ist. Der Truncus arteriosus entsendet auch bei Protopterus vier Kiemenarterien zu ebensovielen Kiemenbogen. Die erste giebt bald einen Zweig an die Opercularkieme ab (deren Gefäßverhältnisse bei Ceratodus noch nicht sichergestellt sind), und läuft dann als einfacher Arterienbogen zur Schädelbasis, wo letzterer eine Carotis interna entsendet.

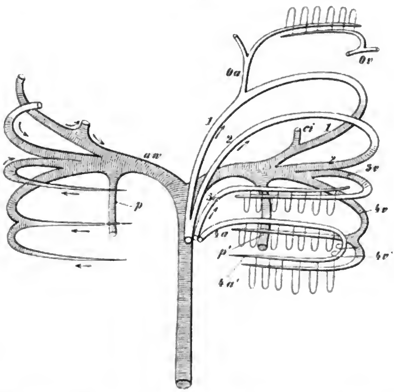
Fig. 253.



Aortenbogen von Lepidosiren paradoxa. *a* Kiemenarterienstamm. *1, 2, 3* Arterienbogen. *p* Lungenarterie. *b* Ductus Botalli. *br* Kiemenspalten. *br'* Nebenkieme. *ao* Aorta. *c* Arteria coeliaca. *oe* Ösophagus. (Nach Hyrtl.)

Die zweite Arterie verläuft gleichfalls als Bogen, während die dritte und vierte in die bezüglichen Kiemen sich auflösen, die vierte sogar noch von der Schädelbasis aus sich zu der dritten Kieme fortsetzt, die wir als eine vom vorhergehenden Bogen aus übergewanderte dargelegten (Fig. 254). Die beiden letzten Bogen stehen also durch ihre Beziehung zu Kiemen dem ursprünglichen Zustande näher, welcher für die beiden ersten durch das Verschwinden der Kiemen an den betreffenden Bogen verloren ging. Sowohl die dorsalen Enden der ersten Arterienbogen als auch die aus den Kiemen sich sammelnden Venenstämme vereinigen sich, wie aus Fig. 254 zu ersehen, jederseits zu einem gemeinsamen kurzen Stamm (*Aortenwurzel*), welcher mit dem anderseitigen sich zum

Fig. 254.



Arterienbogen von Protopterus von vorn gesehen. Kiemen rechterseits angedeutet. *1, 2, 3, 4* Kiemenarterien. *Oa* Opercularterie. *Or* Opercularvene. *ci* Carotis interna. *3r, 4r* Kiemenvenen. *p* Pulmonalarterie. *aw* Aortenwurzel. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutstromes an. (Nach Peters, mit Änderungen von Boas.)

Aortenstamm verbindet. Da wo die beiden Kiemenvenen zur jederseitigen Aortenwurzel sich begeben, entspringt eine Lungenarterie, ähnlich wie wir es bei Ceratodus sahen.

Mit Beziehung auf die niederen Zustände ist somit der Gefäßapparat bei Protopterus mehr als bei Ceratodus verändert, aber bei ersterem erscheint in der Arterie für die Opercularkieme ein erster primitiver Arterienstamm, welcher vor seinem Zutritte zur Kieme einen Zweig als Art. submaxillaris entsendet. Die Vene der Opercularkieme setzt sich als Carotis anterior fort. Wenn wir die Submaxillararterie als den Rest eines ursprünglich dem Kieferbogen angehörigen Arterienbogens ansehen dürfen, so wären von Protopterus aus für die Dipnoer *sehr primitive Arterienbogen* zu constatiren, von denen die vier letzten noch ihren Verlauf an Kiemenbogen bewahrt haben. Davon sind aber nur zwei an Kiemen aufgelöst (der dritte und vierte) und damit in respiratorischer Beziehung geblieben.

Der Schwund des ersten und zweiten Kiemenbogens ist aber bei Protopterus durch eine doppelte Einrichtung compensirt. Einmal durch die beregte Überwanderung der Kieme vom vierten auf den fünften Kiemenbogen. Auf diesen setzt sich dann nicht nur das obere Ende der vierten Kiemenarterie fort, um sich auch an ihm zu verzweigen, sondern es mündet auch die am fünften Bogen sich sammelnde Kiemenvene in die nächst vorhergehende über, und beides drückt die Zugehörigkeit der Kieme des fünften Bogens zu jener des vierten aus (vergl. Fig. 253).

Eine zweite compensatorische Einrichtung stellen die bei Protopterus vorhandenen *äußeren Kiemen* vor (s. oben). Sie erhalten je von der dritten und vierten Kiemenarterie einen Zweig, auch einen von dem zweiten, und lassen in die Vene des dritten und des vierten Bogens ihre rücklaufenden Gefäße einmünden. (In Fig. 254 nicht aufgenommen.) Da dieser accessorische Kiemenapparat aber nur in Jugendzuständen Bedeutung besitzt und bei älteren Exemplaren sich rückgebildet darstellt, dürfte seine Rolle bei den Vorfahren von Protopterus von größerer Wichtigkeit gewesen sein. Dass er auch vom zweiten, jetzt kiemenlosen Bogen noch einen Zweig empfängt, spricht gleichfalls für eine ursprünglich bedeutendere Leistung.

Der in der *Ausbildung der Lunge* für die gesammten Kreislaufverhältnisse der *Dipnoer* bedingte Fortschritt ist in der Anbahnung einer Scheidung der Blutarten ausgedrückt. Das Herz hat in allen seinen Abschnitten damit in functionellen Zusammenhang getretene Einrichtungen empfangen. Durch den *Conus arteriosus* gehen zwei Blutströme, einer, welcher sich links durch das Atrium und den Ventrikel in die dorsale Abtheilung des Conus bewegt. Er kommt aus der Lungenvene, führt also arterielles Blut, welches bei *Ceratodus* am vorderen Conusende sich mit dem anderen Strome mischt, bei *Protopterus* vollständiger von ihm geschieden ist. Dieses Blut gelangt in die beiden mehr ventral vom Conus abgehenden Gefäßpaare, die bei Ceratodus die erste und zweite Kiemenarterie, bei Protopterus die diesen entsprechenden Arterienbogen bildet. Nachdem wir bei Ceratodus aus der ersten Kiemenvene, bei Protopterus aus dem ersten Arterienbogen wichtige, dem Kopfe zugetheilte Arterien entspringen sahen, kommt jener mehr oder minder arterielle Blutstrom wichtigen Theilen, dem Gehirn und dem Auge, zu Gute.

Der andere durch den Conus sich bewegende Blutstrom kommt als mindestens vorwiegend venöser dem Atrium zu. Er gelangt vom Conus aus in die beiden mehr dorsal abgehenden Arterien der beiden letzten Kiemen und nach der hier

stattgefundenen Durchathmung — woran bei Protopterus auch die äußeren Kiemen betheiligt sind — in die Kiemenvenen, von deren letzter bei Ceratodus die Pulmonalarterie entspringt, die bei Protopterus dicht an der Einmündung der Vene der letzten Kiemen in die Aortenwurzel abgeht. Es wird also *vorwiegend venöses Blut der Lunge zugeleitet.* In die große Körperarterie (Aorta) selbst kommt gleichfalls nur Blut, welches bei Ceratodus mehr, bei Protopterus minder durch die Kiemen verändert wurde und im Ganzen doch als nicht vollständig arterielles zu gelten hat. Es dürfte sich bei der Qualität des Blutes der einzelnen Gefäßbezirke überhaupt nur um ein Mehr oder Minder handeln, denn jede der beiden Blutarten ist nur auf dem directen Wege zum Atrium völlig von der anderen getrennt, und wenn wir auch das Körpervenenblut als rein venöses ansprechen dürfen, so ist doch das Lungenvenenblut wohl nur relativ arteriell, wenn es auch das am vollständigsten durchgeathmete Blut des gesammten Körpers vorstellt. Im Atrium schon und auch im Ventrikel kann eine Mischung beider Arten, wenn auch in geringem Grade, kaum ausbleiben, und an den Sammelstellen an der Schädelbasis wird sie aus der anatomischen Disposition der Gefäße nicht minder verständlich sein.

Es besteht also hier für die Scheidung der Blutarten erst ein schwacher Anfang, für den die *Ganoiden* die Vorbereitung zeigten. Er zeigt aber bereits den Weg der Vervollkommnung des Kreislaufs an, indem erstlich durch Lungenathmung vollständiger durchathmetes Blut (vergl. vorher) gewonnen und den Kopforganen zugeleitet wird, und indem zweitens bei Protopterus unter Ausschaltung der Circulation in einigen (zwei) Kiemen die Bahn der Körper- wie der Lungenarterie unter den directen Einfluss der Herzpumpe gestellt ist. *Das bei Ceratodus wie bei den meisten übrigen Fischen noch ausschließliche »Kiemenherz« ist bei Protopterus durch die beiden nicht mehr an Kiemen sich auflösenden Arterienbogen auch über Körper- und Lungenarterien zur theilweisen Herrschaft gelangt.*

In wie fern die Doppelathmung und damit auch die Function der verschiedenen betheiligten Gefäßbahnen gleichzeitig thätig ist, oder nur jeweils, den äußeren Umständen gemäß, eine derselben wirkt, ist bis jetzt nicht sichergestellt. Dass die Kiemenathmung bei Ceratodus mehr, bei Protopterus minder belangreich ist, kann aus der Ausbildung der Kiemen erschlossen werden, sowie auch die Lebensweise von Protopterus ein zeitweise sogar längeres Pausiren der Kiemenathmung wahrscheinlich macht.

In dem hier bestehenden Wettstreit zwischen Kiemen und Lungen bilden die ersteren das altererbte, conservative Princip, welches dem neuen nicht sogleich das Feld räumt. Der Versuch ist für die aufgeführten Abtheilungen hoch charakteristisch, auch in den Verschiedenheiten seiner Ausführung. Es zeigt die Mannigfaltigkeit der Wege, welche zum Höheren führen, wie solche selbst noch bei manchen Teleostei in Ansätzen zu einem Amphibienkreislauf beschritten sind (Amphipnous, Monopterus, HYRTL). Die hierzu sich gestaltenden Organisationen können nicht weiter führen, da vom Gesammtorganismus bereits eine einseitige Richtung eingeschlagen ist. Wir haben uns daher hier nur auf deren Erwähnung

zu beschränken. Für die Ganoiden und viel mehr noch für die Dipnoer war näheres Eingehen erfordert, da die betreffenden Vorgänge deutliche Strecken des gleichen Weges bezeichnen, an dessen Ende die vollständige Scheidung des Kreislaufes liegt.

Über das Herz und die großen Gefäße der Dipnoer s. außer HYRTL und PETERS vorzügl. BOAS: Über Herz und Arterienbogen bei Ceratodus u. Protopterus. Morph. Jahrb. Bd. VI, welcher besonders die Abtheilung der Falten im Conus arteriosus klar gelegt hat. RÖSE, Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Fortschritt der Scheidung des Kreislaufs bei den Amphibien.

§ 346.

Das Herz der Amphibien (Fig. 255) hat seine Lage nicht mehr so nahe im Bereiche der ventralen Kopfregion, indem es weiter von den Kiemen nach hinten gerückt ist, auch da, wo die ersteren noch fortbestehen. An den großen, in Betracht zu ziehenden Abschnitten ergiebt sich in den Lageverhältnissen einige Verschiedenheit, indem der Sinus venosus weiter an der dorsalen Vorhofswand empor sich erstreckt, und der Vorhof mit seiner rechten Hälfte hinten, mit der linken nach links und vorn sich erstreckt, so dass die Kammer mehr nach rechts gekehrt sich darstellt (Fig. 255 *A, V*). Urodelen bieten diese Verhältnisse am deutlichsten, weniger die Anuren, obwohl auch bei diesen der linke Vorhofstheil als der voluminösere bedeutend nach vorn zu (ventral) gelagert ist.

Der *Sinus venosus* ist bei den *Urodelen* nur theilweise, vollständiger bei den *Anuren* gegen den Vorhof eingedrängt, so dass er bei diesen, obwohl noch äußerlich abgegrenzt, doch vornehmlich durch die großen, zu ihm gelangenden Venenstämme bemerkbar wird. *Damit beginnt die Aufnahme der Sinus in den Vorhof.* Die bei den Dipnoern bereits begonnene Bildung einer *Vorhofsscheidewand* ist bei den Amphibien vollständiger ausgeführt, indem eine Platte von der Vorhofswand ausgehender Muskelzüge sich durch den Raum des Vorhofs erstreckt. In den Maschen des muskulösen Netzwerkes erhalten sich bei den *Urodelen* in verschiedenem Maße ausgebildete Lücken, die bei den Anuren vom Endocard geschlossen sind. Das *Septum atriorum* ist also hier ein vollständiges geworden. Gegen das Ostium atrio-ventriculare endet das Septum mit scharf ausgeschnittenem Rande, so dass jeder Vorhof mit der Kammer communicirt. Rechts vom Septum mündet der Sinus venosus in die rechte Vorkammer, links davon, dicht am Septum, die Pulmonalis in die linke. Mit den Mündungen beider stehen gewisse Muskelzüge des Septum in Verbindung, am Sinus mit dessen beiden Klappen. Daraus wird ersichtlich, wie die Entstehung des Septum atriorum mit dem Einrücken des Sinus in den Vorhof in engem Connexe steht, und beide Vorgänge nur Theile eines einzigen sind.

An der noch einheitlichen *Kammer* bleibt der Raum noch ungetheilt. Er setzt sich in die kleinen Räume der Kammerwand fort, welche wie bei den Fischen einen mehr oder minder spongiösen Bau besitzt, nachdem, wie wir es dort sahen,

radiäre Muskelsepta von der Wand her nach dem Inneren zu sich entfalteten. Am *Ostium atrio-ventriculare* bestehen die gleichfalls bei Fischen vorhandenen beiden von der Kammer aus gesehen taschenförmigen Klappen, bei *Urodelen* mehr in schräger Anordnung, bei *Anuren* als vordere und hintere unterscheidbar. Zu ihrer Vorhofsfläche treten vom Septum her zwei Muskelpfeiler, welche zugleich den Ausschnitt des Septum begrenzen. Von dem unterhalb der Klappen etwas gebuchteten Kammerraume schickt die Wand einige Fäden an die Unterfläche der Klappen.

Der Process der *Scheidewandbildung*, den wir mit der Einstülpung des Sinus venosus in den Vorhof in Zusammenhang darstellten, muss auch in Beziehung zur *Lungenvene* betrachtet werden. Nachdem die letztere bereits bei den Dipnoern von dem Stamme der Lebervene, die zur unteren Hohlvene wird, sich gesondert hat, tritt sie aus dem Verbande mit dem Sinus, zunächst mit ihrem Lumen, wenn sie auch dem Sinus resp. der diesen darstellenden Strecke der Lebervene angeschlossen bleibt. Wird mit dem engeren Anschlusse des Sinus an den Vorhof der Mündung die Lungenvene durch Übergang eines Theiles der Venenwand in die Wand des Vorhofs vollständiger vom Sinus geschieden, so bleibt zunächst nur ein Vorsprung der Vorhofswand als trennende Falte zwischen beiden Mündungen bestehen. Die Scheidung des Vorhofs hat begonnen. *Jener Vorsprung der Vorhofswand als Anlage des Septum wird aber unter dem Einflusse des nunmehr* jeder Vorhofshälfte *zuströmenden Blutes zunehmen müssen, indem jede Hälfte sich selbständig an die betreffende Blutmenge anpasst, diastolisch erweitert und systolisch verengert.* Der Vorsprung der Wand zwischen beiden venösen Mündestellen verhält sich, wenn auch an beiden Ästen theilnehmend, doch in so fern indifferent, als nur zu seinen beiden Seiten, nicht aber auf ihm selbst der Blutdruck beim Beginne der Vorhofsystole eine *die Vorhofswand nach außen buchtende Wirkung* äußert. Es ist dieses derselbe Vorgang, welcher bereits die »Einstülpung« eines Abschnittes des Sinus venosus erzeugt hatte.

Eine Weiterbildung der Septalanlage unter fortgesetzter Wirkung der bezeichneten Causalmomente führt immer größere Strecken der Vorhofswand in den Bereich des Vorsprungs, welcher damit von hinten nach vorn zu immer weitere Ausdehnung gewinnt. So ist endlich phylogenetisch die Falte zwischen der Sinusmündung und der Mündung der Pulmonalvene zum Septum atriorum geworden, in welches sie übergegangen ist, und mechanische Einwirkungen leiteten diesen Scheidungsprocess ein.

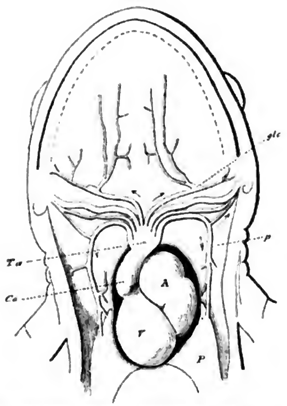
Wenn wir von den Dipnoern ausgingen, weil sie die erste *Septalanlage* boten, so muss doch betont werden, dass in dieser Vorstufe *nicht* der eigentliche Ausgangspunkt für die Amphibien gesehen werden kann. Das Herz der Dipnoer bietet so manche charakteristische Eigenthümlichkeiten (s. oben), die *nicht* zu den Amphibien führen, so dass wir in den Dipnoern nur eine Abtheilung sehen können, in welcher die Scheidung des Vorhofs nur versucht ist. Jener Zustand dagegen, von welchem die Einrichtungen der Amphibien direct hervorgingen, ist unbekannt, wie es ja die Vorfahren der Amphibien überhaupt sind. Diese können jedenfalls jene die Atrioventricularklappen functionell ersetzende, wahrscheinlich nur aus einer dorsalen Atrioventricularklappe hervorgegangene Wulstbildung nicht besessen haben, denn darin hat sich eine weitere Differenzirung ausgedrückt, als das Amphibienherz voraussetzen lässt.

Die Muskulatur des ausgebildeten Septums bildet bei *Anuren*[1] eine bestimmte Anordnung ihrer gröberen Züge. Zwei Längszüge strahlen nach den beiden Atrioventricularklappen aus. Ein oder zwei Querzüge verlaufen im oberen Theile des Septums. Beiderlei Züge stehen mit den Sinusklappen in Zusammenhang und können

als Spannmuskeln der Klappen fungiren, schicken aber auch nach der Einmündestelle der Lungenvene Fortsätze, »indem sie gleichsam eine muskulöse Scheide um die Mündung für die Vene bilden« (RÖSE).

Aus der *Kammer* setzt sich wie bei den niederen Gnathostomen der mit quergestreifter Muskulatur belegte *Conus arteriosus* fort, welcher in der Regel noch in *spiraliger Biegung* in einen mehr oder minder scharf abgesetzten *Truncus arteriosus* übergeht. Beide besitzen in den einzelnen Abtheilungen eine sehr verschiedene Länge. Von dem Klappenapparat des Conus hat sich eine proximale und eine distale Querreihe erhalten, jede mit 3—4 Taschenklappen, seltener mit mehr. Von einer dorsalen Klappe der proximalen Reihe erstreckt sich eine Falte, der Spiralkrümmung des Conus folgend, gegen die distale Klappenreihe und scheidet je nach ihrer Ausbildung das Lumen des Conus in zwei Räume. Die Falte giebt sich nur noch selten (wie bei Triton punctatus, wo sie in eine Reihe von Knötchen aufgelöst ist) als das *Product der Verschmelzung einer Längsreihe einzelner Klappen* zu erkennen, sondern erscheint vielmehr als die Weiterbildung eines Zustandes, wie er in Bezug auf die Bestandtheile der Längsfalte bei den Dipnoern vorhanden war. Die dort noch als eine modificirte Klappenreihe erkennbare Falte ist hier (bei Amphibien) *in ein einheitliches Gebilde übergegangen*, welches, in verschiedenem Maße ausgeprägt, eine Scheidung des Conusraumes einleitet. Diese Hinweise auf die Genese der Spiralfalte sind zugleich mit einer geringen Ausbildung der Falte verknüpft und drücken darin eine in mehrfachen Stadien erkennbare Verkümmerung aus, welche zu einem völligen Verlust der Falte führt (Triton alpestris).

Fig. 255.



Herz und Arterienstämme von Salamandra maculosa in situ, ventral gesehen. *A* Vorkammer. *V* Kammer. *Ca* Conus arteriosus. *Ta* Truncus arteriosus. *p* Pulmonalarterie. *glc* Carotidendrüse. *P* Lungen. (2/1.)

Auf andere Art vollzieht sich auch im *Truncus arteriosus* eine innere Sonderung. Die aus dem Truncus entspringenden Arterienbogen gehen in einem mehr primitiven Zustande jederseits aus dem einheitlichen bleibenden Truncusstamme ab (Fig. 255 *Ta*), so dass die Ursprungsstellen der beiderseitigen nur durch ein von vorn her entspringendes Längsseptum von einander getrennt sind. Eine Veränderung der Ursprungsstellen lässt hintere Bogen mehr dorsal, die vorderen mehr ventral entspringen, wobei es im Truncus zur Bildung einer queren d. h.

horizontalen Scheidewand kommt, durch welche die Arterienbogen bestimmte Beziehungen zu der im Conus beginnenden Trennung des Binnenraumes erlangen, wie solches bereits bei den Dipnoern vorgebildet war. Diese Scheidewand erlangt bei *Anuren* ihre vollkommenste Ausbildung, so dass im Truncus kein ungetheilter Raum mehr besteht (Rana). Die gesammte Einrichtung des Conus und des Truncus drückt zwar eine höhere Stufe der Kreislaufsscheidung aus, aber nirgends einen vollständigen Vollzug derselben, und es bedarf noch eines besonderen Mechanismus des Conus, um die Mischung der beiden in den Ventrikel gelangenden Blutarten theilweise einzuschränken.

Die Einrichtungen des Conus arteriosus weisen innerhalb der Amphibien sehr verschiedene, auch deren functionellen Werth in differentem Maße darstellende Befunde auf. Der bei den *Salamandrinen* ausgebildete Conus hat bei Siredon eine besonders schlanke Gestalt und ist bei Menobranchus und Proteus unter Verlust der Spiraldrehung mehr ein gerades, besonders bei Proteus längeres Rohr geworden. In beiden Gattungen ist die Spiralfalte verloren gegangen, während sie in dem kurzen und spiralig gekrümmten Conus bei Siren fortbesteht. Es findet also innerhalb der *Urodelen* eine *Ausbildung einfacherer Verhältnisse, aber nicht ein Rückgang auf primitivere Zustände* statt, wobei dann nur die Querreihen der Taschenklappen am Anfang und Ende des Conus functioniren.

Von den beiden Klappenreihen bietet die distale bei Salamandra gewöhnlich drei, zuweilen auch vier Taschenklappen, bei Triton drei; ähnlich verhält es sich auch bei Siredon, Proteus, Menobranchus als Regel, doch sind bei letzterem auch vier beobachtet, wie solche auch bei Siren bestehen. In der proximalen Reihe bilden vier Klappen die Regel. Vier bis fünf dagegen kommen bei Menobranchus, nur drei bei Proteus vor.

Unter den *Anuren* befindet sich, so weit bekannt, nur bei Pipa der Conus in reducirtem, d. h. stark verkürztem Zustande, während Andere (Rana, Bufo, Bombinator) ihn ähnlich wie Salamandrinen und manche andere Urodelen ausgebildet besitzen. Dagegen ergeben sich für das Innere manche Differenzen, besonders am proximalen Abschnitte. Hier bestehen (bei Rana) wie am distalen Ende nur drei Klappen, von denen eine mächtig entwickelt und unter Ausbildung der horizontalen Scheidewand des Truncus mit diesem derart in Verbindung getreten ist, dass sie wie in zwei Klappen getheilt erscheint. Von derselben Klappe geht die stark ausgebildete, mit ihrem wulstartigen Rande weit ins Lumen des Conus vorspringende Spiralfalte aus, die bei den Salamandrinen nur eine dünne Leiste vorstellt. Die Verbindung der Klappe mit der horizontalen Scheidewand des Truncus wird während des Larvenzustandes erworben, von einem Zustande aus, der auch in anderen Punkten des Conus den Befunden erwachsener Salamandrinen sehr nahe steht. Die Verkürzung des Conus bei Pipa lässt Klappen und Spiralfalte entsprechend reducirt erscheinen, während im Ganzen Anschlüsse an Rana bestehen. In der proximalen Klappenreihe sind jedoch die vier Klappen von Salamandra erhalten.

Davon verschieden erweisen sich die *Gymnophionen* (Siphonops), deren kurzer Conus arteriosus nur eine *einzige, fast die ganze Höhe der Conuswand einnehmende Klappenreihe* enthält, die aus drei größeren Klappen sich zusammensetzt. Kleinere scheinen hin und wieder dazu zu kommen oder vielmehr als Reste des früheren Reichthums erhalten geblieben zu sein. Die erhaltene einzige Querreihe dürfte aus der proximalen entstanden sein. Eine Spiralfalte ist nicht mehr vorhanden.

Der lange Truncus besitzt zwei sich kreuzende Scheidewände, von denen die vertikale weiter distal als die horizontale fortgesetzt ist.

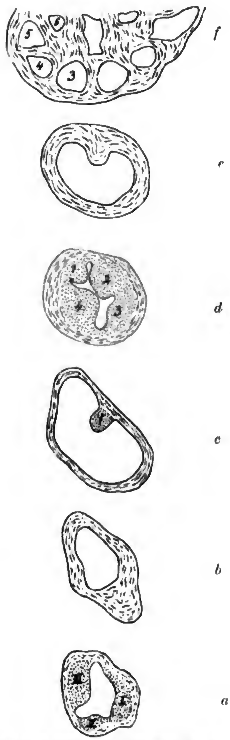
Betrachten wir die im Conus und Truncus arteriosus gegebenen Einrichtungen in ihren Beziehungen zum Mechanismus des Herzens, so sehen wir da, wo sie am vollständigsten ausgebildet sind, wie z. B. bei Rana, das bei beginnender Kammersystole in den erschlafften Conus gelangende Blut als jenes, welches rechterseits in den Ventrikel gelangt war. Es ist Körpervenenblut, welches den gleichfalls rechts aus der Kammer entspringenden Conus früher erreicht als das andere. Dieses Blut wird, der Befestigungsstelle der Spiralfalte entsprechend, an der rechten (ventralen) Seite derselben seinen Weg nehmen, bis der unter dem Blutdrucke erweiterte Conus die Spiralfalte nicht mehr als Scheidewand gelten und das Blut über den freien Rand der Spiralfalte hinweg in die linke (dorsale) Abtheilung treten lässt. Diese führt aber zu jener Abtheilung des Truncus, aus welcher wir die Pulmonalarterien werden hervorgehen sehen. Es gelangt also jedenfalls ein Theil jenes venösen Blutes zu den Lungen, ein anderer wird in die ventrale Abtheilung des Truncus übergehen. Beginnt jetzt die Conussystole, so wird die Kante der Spiralfalte an die Conuswand gedrängt, und das nun in der Fortsetzung der Kammersystole aus dem linken Theile der Kammer kommende, der Lungenvene entstammende arterielle Blut wird durch die Spiralfalte vom Übergange in den dorsalen Truncusraum abgesperrt. Es wird so nur dem ventralen Abschnitte des Truncus zugeleitet, aus welchem Aorten und Carotiden hervorgehen. Diese empfangen somit gemischtes Blut, nachdem ja bereits das venöse zum Theile dorthin seinen Abfluss fand.

Die bei Anuren erreichte Stufe der Trennung arteriellen und venösen Blutes wird aber nicht von den urodelen Amphibien erreicht. Wo die Spiralfalte nicht zu solcher Ausbildung gelangt, dass sie während der Conussystole die Wand des Conus erreicht, wie bei Salamandra, wird auch Blut aus dem linken Kammertheile in den dorsalen Truncusabschnitt gelangen, zumal auch die horizontale Scheidewand des Truncus an Ausbildung zurücksteht. Noch mehr ist bei Triton die Bedeutung der Spiralfalte zurückgetreten, und bei manchen andern geben die Verhältnisse des Conus wie des Truncus wenig oder gar keine Förderung für jene Scheidung ab, was theilweise mit der geringen respiratorischen Bedeutung der Lungen im Correlat steht, z. B. bei Siren. Es ist also bei den Amphibien nur der Weg zu einer Vervollkommnung des Kreislaufs angebahnt, indem die ihn bedingenden Einrichtungen zu theilweiser Anlage gelangen, aber der bestehende Zustand bleibt noch fern vom Ziele, und da wo er ihm am nächsten zu kommen scheint, besteht er in Formen, welche nicht zu höheren Organisationsstufen führen.

Über das Herz der Amphibien s. außer den Monographien über Amphibien von RUSCONI, HYRTL u. A.: HYRTL, Gefäßsystem von Hypochthon. Med. Jahrb. des Österreichischen Staates 1844. E. BRÜCKE, Beiträge zur vergl. Anatomie und Physiologie des Gefäßsystems. Denkschr. der K. Acad. zu Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. III. 1852. A. SABATIER, Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des vertébrés. Montpellier 1873. HUXLEY, On the structure of the skull and of the heart of

Menobranchus lateralis. Proc. Zoolog. Soc. 1874. J. V. BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. GOMPERTZ, Über Herz und Blutkreislauf bei nackten Amphibien. Arch. f. Physiolog. 1884. C. RABL, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XII. C. RÖSE, Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Fig. 256.



Aus einer Schnittserie durch den Bulbus und Truncus einer Salamanderlarve. (Nach A. LANGER.)

Bulbus arteriosus und Arterienbogen der Amphibien.

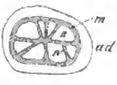
§ 347.

Das den *Dipnoern* zukommende Verhalten des aus der Kammer kommenden Bulbus (Conus) arteriosus setzt sich auch auf die *Amphibien* fort, sowohl in der spiraligen Drehung als auch bezüglich der Vorsprungsgebilde an der Innenfläche der Wand. Diese noch als Klappen bei Dipnoern erscheinend, aber bereits in wichtiger Differenzirung, haben die letztere bei den Amphibien weiter fortgesetzt, indem sie faltenartige Wülste oder Vorsprünge entstehen ließen. Die Einheitlichkeit der Klappen ist aufgegeben, indem ihr Material in die Wandung überging. Es bildet hier die Bulbuswülste, welche in einer bestimmten Anordnung auftreten (Larve von Salamandra), in proximale und distale getheilt. Am distalen Ende befindet sich der verbreiterte Truncus, in welchem jederseits vier Arterien (Fig. 256 *f*, *3—6*) auf dem Querschnitt sichtbar sind. Der folgende Theil des Truncus hat nun die Theilung ausgesprochen (*e*), führt aber noch keine Wülste, welche erst weiter proximal am Bulbus (*d*) beginnen. Hier sind deren vier (*1*, *2*, *3*, *4*) vorhanden, von verschiedener Stärke. Einer davon (*d 1*) setzt sich auf die proximal folgende Strecke des Bulbus fort, um nahe am Anfange desselben (*b*) zu enden, wo wieder Wülste vorhanden sind (*a*, *II*, *III*), aus welchen Klappen hervorgehen, wie solche auch an den Wülsten der proximalen Reihe etwas später entstehen. An der Spiralkrümmung liegt der längere, der Krümmung entsprechende Wulst (Fig. 256 *d 1*), welcher bei Dipnoern durch eine größere

Klappenzahl dargestellt ist (Ceratodus), während sie hier nur einer Minderzahl, etwa dreien, entspricht. Das ist die *Spiralfalte*, deren vorhin gedacht wurde. Die Entstehung der Klappen selbst aus den Wülsten erfolgt in der gleichen Art, wie sie oben von Selachiern dargestellt wurde.

In den *Bulbuswülsten* liegt *geweblich* eine *Rückbildung* vor, indem sie nur vom Gefäßepithel angelegt werden. Dadurch vereinfacht sich deren Genese. Die Betheiligung auch anderer Gewebe der Gefäßwand, wie sie noch in den Klappen der Dipnoer vorkommen, ist unterdrückt, und auch die Entstehung von Klappen aus Bulbuswülsten der Amphibien macht ihre ersten Vorgänge nur an dem Epithelgewebe geltend. Der Vortheil der Zusammensetzung der Wülste aus Epithelgewebe tritt in der größeren Fügsamkeit dieses Gewebes gegenüber dem Bindegewebe hervor, daraus erklärt sich die im Vorkommen ausgesprochene Vererbung.

Fig. 257.

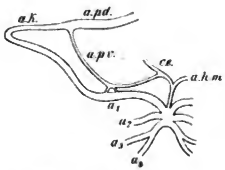


Querschnitt durch den Bulbus von Salamandra maculosa. *ad* Umhüllung. *m* Muscularis. *II*, *IV* Lumina.

Die im Bulbus arteriosus stattfindende Differenzirung zeigt das Wesentliche des Fortschrittes gegen die Dipnoer in der Minderung der primitiven Klappen und die Entstehung der Spiralfalte, aus welcher die folgende Scheidung des Bulbus hervorgeht. Durch den folgenden Anschluss der im Truncus vorliegenden Arterien an die betreffenden Bulbusräume wird der spätere Befund hergestellt, von welchem uns zunächst die Betrachtung der *Arterienbogen* obliegt.

Aus dem Walten des Kiemenapparates bei den Amphibien wird begreiflich, dass auch das vom Herzen aus dessen Truncus arteriosus hervorgehende System von Gefäßbogen sich forterhält und für die Dauer der Kiemen an die Fische erinnernde Verhältnisse darbietet. Es sind aber nicht mehr ererbte ursprüngliche Befunde, sondern Anpassungen an den Neuerwerb der Kiemen, die einen anderen Zustand, der nicht jener der Fische war, voraussetzen können. Die Sonderung der Gefäßbogen zeigt einen ersten Arterienbogen, der *Hyomandibular-Arterie* der Fische homolog; er geht, so lange er der einzige ist, in ähnlichem Wege wie bei den Fischen zur Schädelbasis, wo er sich in zwei Äste spaltet; ein distal verlaufender verbindet sich bald mit dem der anderen Seite zur Aorta, indess ein proximal gerichteter Ast als *Carotis interna* zu Gehirn und Auge eindringt, aber vorher mit dem anderseitigen durch eine Querverbindung communicirt. Somit ist ein Circulus cephalicus bereits jetzt gebildet. Der den genannten beiden Arterien entsprechende Theil des Truncus zieht sich allmählich

Fig. 258.



Arterienbogen einer Larve von Triton (5 mm). a_1—a_4 die Arterien der vier Arterienbogen. *a.k* erste, äußere Kieme. *a.p.v* ventraler Schenkel des ersten primären Arterienbogens. *a.p.d* dorsaler Schenkel desselben. *ce* Carotis externa. *a.h.m* Arteria hyomandibularis. (Nach MAURER.)

zu einem längeren, aber schlankeren Abschnitte aus, wie er uns bereits an dem Stamme der Kiemenarterie der Fische begegnete, während dahinter vom stärkeren Abschnitte des Truncus nach und nach vier Kiemenarterien abgehen (Fig. 258, *a1—a4*). Sie erhalten ihre Bahn in den Kiemenbogen und lösen sich an den ersten drei Bogen in den äußeren Kiemen auf. Dabei hat sich die Aorta hyomandibularis mit dem eine Kiemenvene vorstellenden dorsalen Schenkel der ersten primären Kiemenarterie in Zusammenhang gesetzt und bildet auch Anastomosen mit dem centralen Schenkel derselben Arterie, während von ihrem Stamm eine Carotis externa sich ausgebildet hat.

Es gelangen also allgemeiner bei den Amphibien nur *fünf Arterienbogen* zur Anlage, indem die noch bei Fischen vorhandene, allerdings schon ein schwaches Gefäß vorstellende Art. hyoidea nur bei Bombinator (GOETTE) zur Anlage gelangt. Jedenfalls geht für die ersten Arterienbogen die Bedeutung für den ausgebildeten Organismus verloren, und sie bestehen nur in frühen Lebensperioden, später vom ersten Bogen in dem zur Carotis interna fortgesetzten dorsalen Abschnitt.

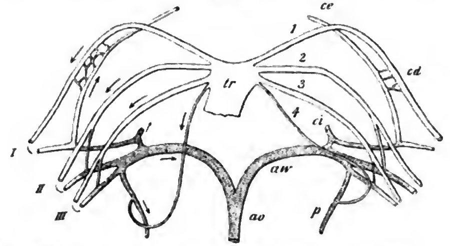
Der Stamm der Kiemenarterie, welcher als Fortsetzung des Truncus die Hyomandibulararterie aussendet, erfährt bald eine Rückbildung, und auch die letztgenannte Arterie schwindet bis zur Abgangsstelle der Carotis externa, welche dadurch zunächst aus der ersten Kiemenvene sich fortsetzt, aber durch Anastomosen mit der Kiemenarterie (vergl. Fig. 258) bereits Beziehungen zu dieser gewonnen hat.

Nach dem Verschwinden des vordersten und ältesten Theiles des arteriellen Bogensystems lässt der Truncus arteriosus nur die *vier Kiemenarterien* entspringen, welche den Ausgangspunkt für weitere wichtige Veränderungen abgeben.

Ziehen wir die Verhältnisse, wie sie bei urodelen Larven (Salamandra) sich darstellen, in nähere Betrachtung, so begegnen wir den ersten drei Kiemenarterien auf dem Wege zu den Kiemen, in denen sie sich vertheilen. Aus den Kiemen kommen die Kiemenvenen, deren erste die Carotis externa (*ce*) hervorgehen lässt, aber dorsalwärts zur Schädelbasis, wo sie die Carotis interna (*ci*) abgiebt und sich mit dem Stamme der zweiten Kiemenvene zur Aortenwurzel verbindet. Die Carotis externa steht aber nach ihrem Abgange von der ersten Kiemenvene auch mit der ersten Kiemenarterie durch mehrfache Anastomosen in Verbindung (Fig. 259). Wir haben diesen Zusammenhang schon in jener Periode beachtet, wo die Carotis externa ein Ast der jetzt verschwundenen Hyomandibular-Arterie war, die sich nach Aufnahme der ersten Kiemenvene in die Carotis interna fortsetzte (vergl. oben Fig. 258). Auch die zweite und dritte Kiemenarterie schickt vor ihrem Eintritt in die Kieme einen anastomotischen Zweig in die betreffende Kiemenvene ab, welche beide Kiemenvenen sich zur Aortenwurzel (*ar*) vereinen. Die dritte Kiemenvene entsendet aber auch einen Ast zur Lunge (als Pulmonalarterie), und diese nimmt die vierte Kiemenarterie auf, welche als ein feineres Gefäßstämmchen mit der dritten gemeinsam vom Truncus abgeht und keine ihm zugetheilte Kieme besitzt. Aus dieser Anordnung ergiebt sich für den Kreislauf, dass den Kiemen

das vorwiegend venöse Blut des Truncus zugeführt wird. Arteriell geworden, kehrt es aus den Kiemen zurück. Von der ersten Kiemenvene wird es den beiden Carotiden zugeführt, aber nur die Carotis interna empfängt es unvermischt, während

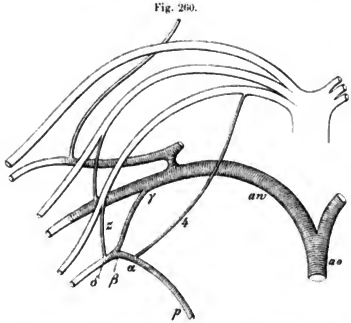
Fig. 259.



Arterienbogen einer Salamanderlarve. *tr* Truncus arteriosus. *1—4* Arterienbogen. *I, II, III* Kiemenarterien. *ci* Carotis interna. *ce* Carotis externa. *p* Pulmonalis. *cd* erster Arterienbogen. *ao* Aorta *aw* Aortenwurzel. (Nach Boas.)

das der C. externa durch deren Verbindungen mit der ersten Kiemenarterie noch venöse Beimischung empfangen muss. Diese wird auch dem Blute der zweiten und dritten Kiemenvene zu Theil, mehr noch dem der Lungenarterie, da diese nicht bloß aus der vierten Kiemenvene gemischtes, sondern auch aus der Kiemenarterie venöses Blut empfängt. Gemischtes Blut kommt durch die Aorta zur Vertheilung. Wir finden also bei dieser Einrichtung nur *das Gebiet der Carotis interna durch arterielles Blut bevorzugt, dem übrigen Körper wird nur gemischtes Blut zu Theil.* Die Lunge aber befindet sich bereits auf dem Wege ihrer späteren Bedeutung, indem ihr vorwiegend venöses Blut zugeleitet wird.

Fig. 260.

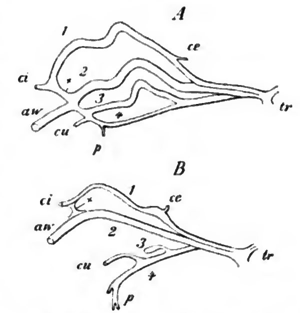


Hypothetische Zwischenstadien zwischen Salamanderlarve und Siren. *ao* Aorta. *aw* Aortenwurzel. *4* vierter Kiemenbogen. *p* Pulmonalarterie. *α* Einmündung der vierten Kiemenarterien und Fortsetzungen aus der dritten Kiemenvene. *β, γ, δ,* Anastomosen. *z* letzte Anastomose. (Nach Boas.)

An diese Einrichtungen reihen sich jene der Perennibranchiaten, von denen *Siren* den Larvenbefunden von Salamandra am nächsten kommt. Sie können bezüglich der im Gebiete der vier Kiemenarterien sowie der dritten Kiemenvene

liegenden Differenzen leicht mit jener verknüpft werden, wie das hier angefügte hypothetische Zwischenstadium (Boas) darlegt. Die vierte Kiemenarterie hat ihren Abgang von der dritten, wobei der bei der Salamanderlarve noch sehr kurze gemeinsame Stamm sich bedeutend verlängert hat (Fig. 260). Die vierte Kiemenarterie vereinigt sich mit dem Stamm der dritten Kiemenvene da, wo von dieser die Lungenarterie entsendet wird und auch der Verbindungsast mit der dritten Kiemenarterie hinzutritt. Es sind aber hier mehrere Gefäßstrecken verkürzt worden, die bei Salamandra noch ansehnlich lang waren. Die Vergleichung von Fig. 258 mit Fig. 259 lässt die Einzelheiten des Vorganges leicht verstehen, wenn man Fig. 260 zwischen beide Endzustände einreiht.

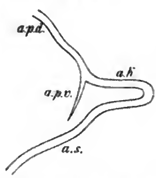
Fig. 261.



Arterienbogen von Rana esculenta. A von einem jungen Thiere, B von einem etwas älteren. tr Truncus arteriosus. ce Carotis externa. ci Carotis interna. cu Arteria cutanea. p Lungenarterie. 1, 2, 3, 4 Arterienbogen. aw Aortenwurzel. (Nach Boas.)

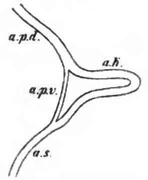
Für *Proteus* und *Menobranchus* bestehen ähnliche Befunde, aber eine vierte Kiemenarterie fehlt, während die erste bei *Siren* sehr schwach ist, und die zweite und dritte der beiden Gattungen einen *langen* gemeinsamen Stamm besitzen. Die erste Kiemenvene lässt bei Proteus Carotis externa und interna entspringen, durch einen kurzen Verbindungsast mit der aus der zweiten und dritten Kiemenvene entstehenden Aortenwurzel in Zusammenhang. Der in die Carotis externa sich fortsetzende Theil der Vene steht aber durch eine Querverbindung mit der ersten Kiemenarterie in Zusammenhang, woraus der Ursprung der C. externa aus der ersten Kiemenarterie sich ableitet (Menobranchus). Die erste Kiemenvene ist dann für die C. interna bestimmt. Die Lungenarterie ist ein Ast des aus der zweiten und dritten Kiemenvene sich zusammensetzenden Anfangs der Aortenwurzel.

Fig. 262.



Gefäße eines Kiemenbogens einer Tritonlarve (4,4 cm).

Fig. 263.



Gefäße eines Kiemenbogens einer Tritonlarve (4,5 cm).

a.p.d dorsaler Schenkel des primären Gefäßbogens. a.p.v ventraler Schenkel desselben. a.s secundäre Kiemenarterie. a.k äußere Kiemenschlinge. (Schema.) (Nach Maurer.)

Bei den *Anuren* sind die Einrichtungen von denen der *Urodelen* nur durch die Anpassung an den modificirten Kiemenapparat verschieden und bieten auch

bei der ersten Sonderung einige Besonderheiten. *Mit der Ausbildung innerer Kiemen* finden sich drei vom Truncus abgegebene Kiemenarterien, von denen die letzte eine vierte Kiemenarterie entsendet. Dicht neben den an den Kiemenbogen verlaufenden Arterien verlaufen die Kiemenvenen, aus dem Capillarnetz der Kiemen sich sammelnd; sie treten jederseits in eine von der anderseitigen weit abstehende Aortenwurzel zusammen, die sich erst ziemlich distal mit der anderen zur Aorta verbindet. Die erste Kiemenvene setzt sich ventral in eine Carotis externa fort, während ihr dorsales, mit dem Anfange der Aortenwurzel verbundenes Ende in die Car. interna übergeht. Die vierte Kiemenvene tritt dicht an der Mündestelle der dritten zur Aortenwurzel, und ebenda entspringt die kleine Pulmonalarterie. Diese an einem Punkte stattfindende Vereinigung erinnert an die Befunde bei Siren.

Im Zustande des Besitzes äußerer Kiemen zeigen Anuren- wie Urodelenlarven in dem Verhalten der Blutgefäße in den Kiemen selbst eine Übereinstimmung, indem mit dem ventralen Schenkel des primitiven Arterienbogens ein zweites Gefäß zum dorsalen, die Kiemenvene darstellenden Schenkel jenes Bogens zieht. Durch das primäre Gefäß wird eine *directe Anastomose* zwischen Kiemenvene und Kiemenarterie gebildet, und nicht alles Blut kommt zu den äußeren Kiemen, sondern ein Theil geht durch den ventralen Schenkel des primären Arterienbogens direct in die Kiemenvene. Das secundäre Gefäß dagegen löst sich in die Gefäßschlingen der äußeren Kiemen auf. So verhält es sich bei den Anuren (MAURER). Bei den Urodelen ist jenes die Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene darstellende Gefäß eine *spätere* Bildung, die vom dorsalen Schenkel der primären Kiemenarterie (der späteren Kiemenvene) ausgeht und zuletzt ventralen Anschluss gewinnt. *Es besteht also hier eine zeitliche Verschiebung*, wodurch das bei Anuren Primäre bei Urodelen secundär erscheint. Das Schicksal des ventralen Schenkels des primären Gefäßbogens bei den Anuren giebt Aufschluss über jenes sonst schwer zu erklärende Verhältnis. Jene Gefäßstrecke wird nämlich zum ventralen Abschnitte der Kiemenvene in der inneren Anurenkieme und geht nach der Metamorphose *in den betreffenden Arterienbogen über.* Da wir diese inneren Kiemen als secundäre Einrichtungen erklären mussten (S. 371), und den ursprünglichen Zustand bei den Urodelen finden, könnte man die bei den Anuren befindlichen Verhältnisse als cänogenetische ansehen. Nichtsdestoweniger müssen wir jene Strecke als dem primären Bogen angehörig gelten lassen, da von ihm aus die Gefäßentwicklung in die äußere Kieme statt hat. Diese erfolgt zwar ontogenetisch etwas summarisch und lässt erkennen, wie mehrfache Stadien der Phylogenese auch hier zusammengezogen sind, allein sie geht doch oben von dem Gefäßbogen aus, welcher den ersten Zustand darstellen musste, wie denn die fragliche Strecke, nachdem sie eine Zeit lang Kiemenvene war, wieder in den früheren Zustand zurückkehrt. Dagegen muss der bei den *Urodelen* sich findende Modus, der das bei *Anuren* primäre Gefäß erst secundär entstehen lässt, als *cänogenetisch* gelten, so dass hier wieder ein Beispiel vorliegt, wie bei thatsächlich im Allgemeinen älteren Formen manche Einrichtungen als neue sich herausstellen, während jüngere Formen ältere Zustände vollkommener bewahrt haben.

Ein besonderes Gefäßsystem kommt dem Siebapparat der Anuren zu. Es bietet ziemlich complicirte Verhältnisse, hat aber keine respiratorische Bedeutung, wie denn auch seine Venen in Körpervenen einmünden (Näheres bei BOAS).

Über die Arterienbogen der Amphibien s. außer anderen älteren Autoren vorzüglich: RUSCONI (l. c.); ferner von neueren: GOETTE (l. c.), BOAS (l. c.), OWEN (Siren), Transact. zoolog. Soc. London 1835. CALORI (über Siredon), Mem. della Accademia

della Sc. di Bologna T. III. 1851. VAILLANT (Siren), Ann. sc. nat. Ser. IV. T. XIX. 1851. A. LANGER, Entwicklung des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXI. MAURER, Die Kiemen und ihre Gefäße bei Anuren und urodelen Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

Fortgesetzte Scheidung des Kreislaufs und Vollzug derselben bei Sauropsiden.

Herz und Arterienbogen.

A. Herz.

§ 348.

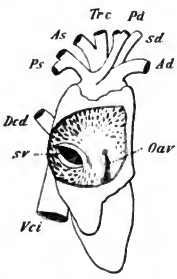
Das *Herz* der Reptilien ist auf dem bereits bei Amphibien beschrittenen Wege seiner Entfernung von der ursprünglichen Bildungsstätte weiter gelangt und mit der Ausbildung einer Halsregion am Rumpfe mit seinem Pericard in den Brustraum getreten, wo es bald hinter dem Sternum (bei den meisten Lacertiliern), bald noch weiter distal (Crocodile) seine Lage hat. So findet es sich bei Monitoren (Hydrosaurus) anscheinend in der Bauchhöhle, indem es jenseits des Thorax liegt. Auch bei Schlangen und Schildkröten ist es weit vom Kopfe entfernt.

Von den bei Amphibien unterschiedenen Abschnitten ist der dort meist bedeutend entfaltete, aber doch in manchen Fällen bereits reducirte *Conus arteriosus verschwunden* und kommt von nun an nicht mehr zur Ausbildung. Daher gelangt jetzt der *Truncus arteriosus* in unmittelbare Beziehung zum Kammertheile des Herzens, geht *direct* aus demselben hervor. Am Vorhof ist die Scheidung in einen rechten und linken allgemein vollständig geworden, der rechte von bedeutenderem Umfang als der linke, hat sich nach vorn zu (ventralwärts) bedeutend ausgedehnt, so dass der Truncus arteriosus in dorsoventraler Richtung umfasst wird. Bei den Crocodilen ist sogar der rechte Vorhof viel bedeutender als der viel kleinere linke nach vorn gerichtet, was zum Theil mit dem bedeutenderen Umfang des Truncus arteriosus zusammenhängt. Mit dieser Veränderung in der Lage der Vorhöfe hat das gesammte Herz eine im Vergleich mit dem Amphibienherzen veränderte Gestalt gewonnen, und alle Abschnitte des Herzens, bis auf den Sinus venosus, sind ventral unterscheidbar.

Der Sinus venosus besteht noch am selbständigsten bei Hatteria, wo er ein der hinteren unteren Vorhofswand quer angeschlossenes Rohr vorstellt. Dieses nimmt beiderseits die Ductus Cuvieri und von unten die untere Hohlvene auf, springt aber nur wenig mit spaltförmiger Mündung ins rechte Atrium vor. Auch bei den Schildkröten erhält sich der Sinus noch ziemlich selbständig als weiter, aus den mächtigen *Ductus Cuvieri* fortgesetzter und in die Quere entfalteter Raum. Er nimmt auch die Lebervenen auf, von denen bei Chelonia nur wenige sich zu einer Vena cava inferior vereinigen (STANNIUS) und die meisten in den linken Abschnitt des Sinus treten, während ich sie bei Chelodon sämmtlich dem rechten Abschnitt zugetheilt finde, und bei Emys eine größere Zahl auf beide Sinushälften gleichmäßig vertheilt sind (BOJANUS).

Bei den übrigen Reptilien ist der Sinus venosus enger dem rechten Vorhofe angeschlossen, und die in ihn mündenden Venen nehmen eine andere Stellung zu einander ein. Der *Vereinigung sämmtlicher Lebervenen zum Stamme der unteren Hohlvene* kommt eine besondere Bedeutung zu, denn es sind jetzt nur drei Venenstämme im Sinus vereinigt; von diesen kommen zwei von vorn, die beiden vorderen oder oberen Hohlvenen, deren Endabschnitt den Ductus Cuvieri gebildet hatte, und eine von hinten, die untere Hohlvene. Die linke obere Hohlvene zieht hinter der linken Vorkammer her, wie bei Schildkröten, auch bei Sauriern, indess sie bei Schlangen, bei denen sie durch die linke Jugularvene gebildet wird, sich von der Seite der Vorkammer aus hinten in die linke Atrioventricularfurche einbettet. Von dieser nimmt sie bei Crocodilen (Alligator) nur eine ganz kurze Strecke in Anspruch. Die Mündung der linken oberen Hohlvene kommt also in Vergleichung mit Hatteria und den Schildkröten etwas weiter distalwärts zu liegen, während jene der rechten in Beibehaltung der Verlaufsrichtung des Stammes ihre vordere (proximale) Lage behält, und zwischen beiden die untere Hohlvene ausmündet.

Fig. 264.



Herz von Crocodilus niloticus. Rechte Vorhofswand entfernt. *sv* Mündung des Sinus venosus. *Oav* Ostium atrio-ventriculare d. *Vci* Vena cava inferior. *Dcd* Ductus Cuvieri dexter. *Trc* Truncus caroticus. *Ad*, *As* Subclavia sinistra et dextra. *Ps*, *Pd* Pulmonalis sinistra et dextra. *sd* Subclavia dextra.

Mit dem Nähertreten des Sinus an den Vorhof beginnt eine *Scheidung* des ersteren durch eine zwischen der Mündung der linken oberen Hohlvene und dem die rechte obere und die untere Hohlvene aufnehmenden Sinusraum in Gestalt eines Vorsprunges. Diese vorspringende Falte steht fast stets senkrecht zur Sinusmündung, mit welcher sie entsprechend die Stellung verändert. Dieses *Septum sinus venosi* ist kaum bei Hatteria angedeutet, etwas mehr bei Schildkröten, noch mehr bei den übrigen ausgeprägt und deutet auf den Beginn einer *Scheidung des Sinus*.

Durch die zwei bereits in niederen Abtheilungen vorhandenen *Klappen an der Mündung des Sinus* wird der letztere auch da, wo er am meisten dem Vorhof angeschlossen ist, immer deutlich vom Raume des letzteren geschieden. Sie stehen senkrecht bei den Schlangen, schräg bei Crocodilen, Lacertiliern und Schildkröten, aber auch da noch als rechte und linke unterscheidbar. Ihre obere Vereinigung setzt sich in einen Muskelzug der Vorhofswand fort.

An den Vorhöfen ist die Scheidewandbildung vollständig ausgeführt, und wenn auch in dem Muskelbalkennetze des Septums noch dünnere, durchscheinende Lücken existiren (Schildkröten), so sind diese doch allgemein median überkleidet, so dass jede Communication ausgeschlossen ist.

Das Septum zieht wie bei den Amphibien von hinten und rechts nach vorn und links. Vorn erreicht es die Vorhofswand, links von einer einspringenden

Faltung, welche aus der Krümmung des Vorhofs um den Truncus arteriosus entstanden scheint und den **Limbus Vieussenii** vorstellt. Die linke Sinusklappe grenzt durch ihr Einragen in den rechten Vorhof einen andererseits vom Septum begrenzten Raum ab, den **Recessus septo-valvularis**, der auch äußerlich als eine Ausbuchtung des rechten Vorhofes hervortreten kann, z. B. bei Crocodilen. Der Raum des rechten Vorhofs übertrifft noch wie bei Amphibien jenen des linken an Ausdehnung, was Hand in Hand geht mit der noch nicht vollendeten Scheidung des Blutes. Dem linken Vorhof kommt noch eine geringere Blutmenge zu als dem rechten; dieses spricht sich bei den Schildkröten auch durch beutelförmige Einragung des Septums in den linken Vorhofsraum aus.

In der Wand der Vorhöfe ist das muskulöse Balkenwerk bedeutend entfaltet, zuweilen auch rechts und links in etwas differenter Anordnung zu treffen. Die von ihm umschlossenen Räume repräsentiren besonders am rechten Vorhofe ein bedeutenderes Volum, als der einheitliche Vorhofsraum vorstellt.

Die *Lungenvenen* besitzen noch einen gemeinsamen Endstamm, der bei allen dicht neben dem Septum schräg die Vorhofswand durchsetzt und darin, wie in seiner Lage am Septum, noch die primitiven Zustände bewahrt hat. Er erweitert sich trichterförmig an der Mündung und lässt darin einen bereits dem linken Vorhofe zukommenden Raum erkennen. Das ist besonders bei Schlangen sehr deutlich. Die Verschiedenheiten in der Länge des Stammes zeigen den Weg von niederen zu höheren Gestaltungen. Sehr lang ist der von hinten nach vorn ziehende Lungenvenenstamm bei Schlangen; auch bei Hatteria und den meisten Lacertiliern, wo ihm eine andere Verlaufsrichtung zukommt, ist er noch lang, bietet aber bei vielen der letzteren eine Verkürzung, wobei die beiden Äste des Stammes von vorn her kommen, was mit Lageveränderung des Herzens in Zusammenhang steht. Bedeutend verkürzt ist der Stamm bei den Schildkröten, noch mehr bei den Varanen und Crocodilen, bei welchen die beiden Theiläste bis nahe an die Mündung gerückt sind. Die letztere erhält sich jedoch immer einheitlich fort, da ja auch noch eine beiden Ästen gemeinsame Endstrecke besteht.

Die *Ausbildung des Septum atriorum* ist auch von *entscheidender Wichtigkeit für den Kammertheil des Herzens.* Das Septum ragt nicht nur weiter gegen das *Ostium atrio-ventriculare* herab als bei Amphibien, sondern hat seine dort gewonnene Verbindung mit den Atrioventricularklappen weiter ausgebildet. *Es hat sich dieser Klappen bemächtigt. Damit ist die Trennung des bei Amphibien noch einheitlichen Ostium atrio-ventriculare in zwei Ostien zum Vollzuge gelangt.* Das Vorhofsseptum hat, indem es sich mit der vorderen und mit der hinteren primitiven Taschenklappe des Ostiums in Zusammenhang setzt, auf die vordere von vorn her, auf die hintere von hinten her fortschreitend, zugleich *auch diese beiden Klappen unter einander in Verbindung gebracht.* Sie nehmen nun in ihrem Zusammenhang mit dem Septum längs diesem ihre Ausdehnung, finden sich somit durch diese Umgestaltung je am *medialen Rande* des bezüglichen Ostiums und können als rechte und linke Klappe unterschieden werden. Jede dieser Klappen ist somit aus einer Hälfte der vorderen und hinteren Klappe hervorgegangen und lässt diese Genese durch Trennungsspuren erkennen (z. B. Chelonia [Röse]). Die bei den Amphibien zu den primären Klappen gelangenden Muskelbalken der Kammerwand kommen bei den Reptilien gleichfalls noch zur Verbindung

mit den secundären Klappen, an welche sie sich mit einem vorderen und einem hinteren Zuge befestigen. Diese medialen Klappen bilden bei der Mehrzahl der Reptilien den einzigen Verschlussapparat der Ostia atrio-ventricularia.

Wie die Ausdehnung des Septum atriorum auf die Atrioventricularklappen verändernd einwirkte, so ist die Neugestaltung und Umordnung der letzteren wieder in Connex mit Veränderungen der bisher noch einheitlichen Kammer. Deren Wandung zeigt noch das ererbte *Balkenwerk*, bald in mehr lockerem, bald in dichterem Gefüge, so dass der einheitliche Kammerraum nach Maßgabe der Weite seiner Nebenräume weiter oder enger sich darstellt. Letzteres als das primitivere Verhalten waltet vorzüglich bei Schildkröten, auch bei Schlangen besteht es noch verbreitet, ebenso bei den meisten Lacertiliern. In dem ventricularen Balkenwerk zeigt sich eine Verschiedenheit nach den beiden Seiten in großer Verbreitung. An der rechten Hälfte des Ventrikels sind die Balken gröber und die von ihnen begrenzten Räume weiter als linkerseits, wo die Kammerwand durch die Enge der Räume den Anschein einer compacten Beschaffenheit erhalten kann. Gegen die Herzspitze zu findet ein successiver Übergang der beiden Zustände in einander statt, während das nicht bis zur Spitze ausgedehnte Septum ventriculorum mehr an seinen beiden Seiten dem erwähnten Verhalten der Wände der Kammern entspricht (*Varanus*).

Die zu den Klappen gelangenden Muskelbalken erlangen eine besondere Wichtigkeit, indem sie eine *Muskelleiste* vorstellen, *welche den Ventrikelraum in zwei Abschnitte trennt.* So entsteht der erste Zustand eines Septum ventriculorum. Diese Kammerscheidewand bietet sehr verschiedene Zustände ihrer Ausbildung, vollständig ist sie nur bei den Crocodilen, während die übrigen Reptilien sie auf verschiedenen Stufen zeigen, wobei aber rechte und linke Kammer noch mit einander communiciren. Die linke ist immer der kleinere Raum, wie es ja auch die ihr entsprechende Vorkammer ist, die rechte wiederum im Zusammenhang mit dem Umfang des betreffenden Vorhofs ist die bei Weitem größere und legt sich *um die septale Muskelplatte*, welche in verschiedenem Grade ausgebildet ventral und distal ausgeht, um proximal und dorsal gegen den Truncus arteriosus sich zu begeben. Diese Platte (Fausse-cloison, SABATIER) trennt also den Kammerraum von vorn her, während er hinten einheitlich bleibt. Die schräge Anordnung der Platte lässt den rechten Kammerraum vorn mehr oder minder über den linken sich erstrecken. Die innere Sonderung des Kammerabschnittes des Herzens macht sich äußerlich in der Regel nicht bemerkbar. Doch ist sie zuweilen auch da zu erkennen, wie unter den Schlangen bei Boa, wo ich eine leichte Längsfurche als Andeutung der Ventrikelsonderung sah. Die Herzspitze fällt dabei in den Bereich der rechten Kammer, wie auch deren Räumlichkeit sich allgemein in dieser Richtung erstreckt.

Die Ausbildung des *Hauptraumes der Kammer auf Kosten der Nebenräume*, welche die spongiös gebaute Kammerwand führt, geschieht durch ein Compacterwerden der letzteren in Folge einer Ausbildung ihrer Muskelbalken und nicht etwa durch Schwund derselben. Was dabei an seinen Nebenräumen verloren

geht, wird durch Erweiterung des Hauptraumes compensirt. Die Zunahme dieses Hauptraumes der rechten Kammer hat sich bei den *Crocodilen* mit einer Neugestaltung des Klappenapparates verknüpft. Indem die Ventrikelvene sich in die das Ostium atrio-ventriculare lateral begrenzende Wandstrecke der Kammer ausdehnte, brachte es damit aus der Kammerwand eine muskulöse Klappe hervor, die bei der Kammersystole am Verschluss des Ostium venosum der Kammer den bedeutendsten Antheil nimmt. An die größere Einheit des Kammerraumes knüpft sich also hier die *Einbeziehung eines Theiles der Kammerwand in den Klappenapparat.*

Eine Eigenthümlichkeit des Herzens der Crocodile und Schildkröten besteht in der Verbindung der Kammerspitze mit dem Pericard mittels eines ligamentösen Stranges (vergl. Fig. 298, 299). In diesem Zusammenhange ist ein Rest des sogen. *Mesocardium* erhalten geblieben, welches bei der Anlage des Herzens von einer paarigen Pericardialhöhle umgeben aus der medianen Doppellamelle der Pericardialanlage entstand.

Am Herzen der *Reptilien* ergab sich ein stufenweiser Vollzug der Scheidung der beiden Blutarten in dem Kammerabschnitte, nachdem die Vorkammer schon bei den *Amphibien* in jenen Zustand gelangt war. Die bedeutendste Veränderung traf die Vorkammer, und zwar die rechte durch engeren Anschluss des *Sinus venosus*, so dass die Körpervenen zwar noch nicht direct, durch eine gemeinsame Mündung, aber einander ganz nahe, in den rechten Vorhof übergehen. Die Vereinigung der Lungenvenen zu einem gemeinsamen, allmählich kürzer werdenden Stamme bereitete eine Trennung der Mündungen vor, die erst später zur Ausführung gelangt.

In engem Anschluss, besonders an das Herz der Crocodile, findet sich jenes der Vögel, fast überall mit Weiterbildungen des bei Reptilien vorhandenen versehen. Am Herzen erscheinen die Vorhöfe äußerlich kleiner durch geringere Ausbildung ihres vorderen (ventralen) Abschnittes. Das ist bedingt durch die Verminderung der Maschenräume im Balkenwerk der Wandung, wodurch der gemeinschaftliche Binnenraum größer geworden und die Wirksamkeit der Muskelwand erhöht ist. Nur nach vorn gegen den Arterienvorsprung, wo jede Vorkammer einen Vorsprung (*Auricula*) bildet, rechts bedeutender als links, bleibt im Inneren ein reicheres Balkenwerk erhalten. An der *Vorhofsscheidewand* ist die ursprüngliche Communication durch eine oft sehr deutliche, durch eine ganz dünne Membran abgeschlossene *Fovea ovalis* repräsentirt, hinter welcher die rechte Pulmonalvene einen in die rechte Vorkammer ragenden Wulst bildet. Die Mündungen der Körpervenen nehmen in der rechten Vorkammer einen bedeutenden Raum ein, denn der *Sinus venosus ist in den rechten Vorhof aufgenommen*, wenn auch äußerlich an den Venen noch eine Andeutung davon besteht. Man kann sagen, dass jetzt der größere Theil des Binnenraums jenem Sinus zukommt. Darin liegt auch der Grund für die Minderung des rechten Vorhofs an seinem vorderen Theile, die oben erwähnt ist.

Die Muskulatur der Kammerwand ist besonders linkerseits bedeutend verstärkt. Die rechte Kammer legt sich mantelförmig um einen großen Theil der

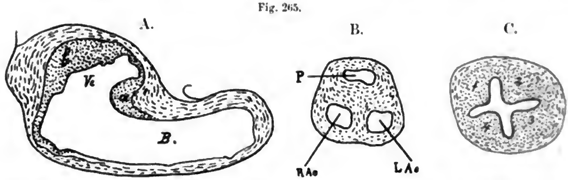
linken. Die Atrioventricularklappe der rechten Kammer wird durch eine das Ostium von außen her umziehende, von der Kammerwand her einragende muskulöse Leiste (*Muskelklappe*) vorgestellt, indess die bei Crocodilen noch bestehende zweite oder membranöse Klappe selten in Spuren besteht. Die Muskelklappe zeigt ihre Genese aus der Kammerwand in einer am abwärts gerichteten, sonst freien Rande ausgehenden Verbindung mit jener Wand. Am linken Ostium kommt eine mit der Kammerwand durch Sehnenfäden verbundene Klappe vor.

B. Bulbus arteriosus (Arterienbogen).

§ 349.

Der *Bulbus* sammt dem *Truncus arteriosus* ist bei *Sauropsiden* zu einer bedeutenden *Verkürzung* gelangt, und schon ontogenetisch kommt diese zum Ausdruck, mehr bei Vögeln als bei Reptilien, obgleich schon bei diesen die Differenz gegen die Amphibien bedeutend ist. Bei diesem Rückgang in dem äußeren Befund ist auch für das Innere Ähnliches zu erwarten, aber um so wichtiger ist die Erhaltung des *Anschlusses an Amphibien durch Reste der von diesen vorhandenen Einrichtungen.* Im Bulbus zeigen sich die Wülste *1—4* (*B*), von welchen einer bis an den am Ostiumrand bestehenden Wulst reicht (*Aa*). Das Bulbus-

Fig. 265.



Querschnitte des Bulbus und Truncus eines Lacerta-Embryo. A. Querschnitt durch Kammer (*Vc*) und Bulbus (*B*). B. durch Bulbus, C. durch Truncus arteriosus. (Nach A. LANGER.)

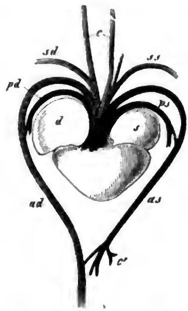
lumen ist noch einfach und wird durch den Vorgang an den Wülsten in Ostien getheilt, welche den in dem gleichen Stadium schon im Truncus arteriosus befindlichen Arterien entsprechen (*C*). Die vier Bulbuswülste stimmen auch in ihrer Bedeutung mit jenen der Amphibien überein, indem der erste am längsten proximal sich erstreckt und damit auch der Spiralfalte entspricht. Der Weg zu dem höheren Zustande ist durch zahlreiche Übergänge vermittelt, durch welche die Vergleichung zur Erkenntnis einer Entwicklung wird.

Wie das Herz, so nehmen auch die Arterienbogen Theil an der Scheidung des Kreislaufs, und an ihnen kommt der Vollzug des Processes auch in einzelnen Stadien zum Ausdruck. Von den ursprünglich vorhandenen sechs Bogen kommt bei den *Sauropsiden* ein Theil, und dieser keineswegs in gleicher Art in Verwendung, aber die Anlagen aller finden sich vorübergehend ontogenetisch ausgeprägt. Die beiden ersten Bogen haben nur mit ihrem Endgebiete die Bedeutung behalten, der Weg dazu kommt durch die Längsverbindungen der Bogen

zu Stande, wie schon bei den *Dipnoern* und den *Amphibien*. Somit sind es nur vier Bogen, die in Betracht zu kommen haben, und auch von diesen ist es der vorletzte, welcher, nachdem bei manchen Amphibien sein Verlust bereits angekündigt ist, von nun an keinen Dienst mehr empfängt. In dieser Beschränkung der Bogenzahl erhält sich die Einrichtung auch noch bei den *Säugethieren*, bei denen wir hier anknüpfen werden.

Der *Truncus arteriosus* ist bei den *Sauropsiden* bis zum Kammerabschnitt des Herzens getheilt, die in niederen Abtheilungen getroffene Vorbereitung dazu kommt hier zur Ausführung. Die Ontogenese lässt für die Arteriensonderung als den anfänglich einheitlichen Truncus den Ausgang von der Wand her erkennen in ähnlichen Vorsprüngen (LANGER), wie wir sie früher aus Klappen entstanden getroffen haben (Dipnoi). An ihm kommen nach dem Angeführten nur drei Bogen resp. deren mit einander verbundene Stämme in Betracht. Nur vorn befindet sich im Truncus ein aus der rechten Herzkammer kommender Stamm, den wir als *Pulmonalarterie* unterscheiden, und der gemeinsam mit dem *linken Arterienbogen* aus der *rechten Kammer* hervorgeht, während aus der *linken Kammer* ein Stamm entspringt, der den *rechten Aortenbogen*, sowie damit in Verbindung die beiderseitigen Subclavien und Carotiden hervorgehen lässt. Diese allgemeine Anordnung, welche aus der linken Kammer arterielles, aus der rechten venöses Blut zur Vertheilung bringt, bietet bei den *Reptilien* manche für die Mischung der Blutarten bedeutsame Verschiedenheiten. Der Stamm der Lungenarterien und des linken, aber rechts entspringenden Aortenbogens (Fig. 266) zeigt schon bei Schildkröten die Sonderung in verschiedenem Maße ausgeführt, am vollständigsten bei den Crocodilen (Fig. 269), so dass hier Arteria pulmonalis und linke Aorta bis in die rechte Kammer von einander getrennt sind. Die Erhaltung des ganzen proximal in die Pulmonalis vereinigten letzten Arterienbogens bedingt einen terminalen Anschluss dieses Bogens jederseits an den betreffenden Aortenbogen, wie das dem primitiven Zustande entspricht.

Fig 266.



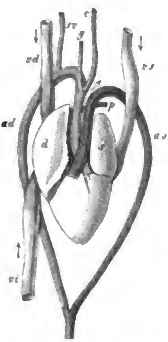
Herz u. Arterienstämme einer Schildkröte (Chelydra). *d* rechter, *s* linker Vorhof. *c* Carotis. *ad* rechter, *as* linker Aortenbogen. *pd* rechte, *ps* linke Pulmonalarterie. *c'* Art. coeliaca. *sd* Subclavia dextra. *ss* Subclavia sinistra.

Indem die *Lungenarterie* aber nicht die terminale Fortsetzung dieses Arterienbogens ist, sondern nur ein auf dem Verlaufe des Bogens abgehender Ast derselben, wird der Bogen in zwei Strecken zerlegt (Schildkröten); die erste ist der mit dem Stamm in Verbindung bleibende Theil, der sich auf jeder Seite zur betreffenden Lunge fortsetzt, während die zweite Strecke, schwächer geworden, eine Anastomose mit jedem Aortenbogen repräsentirt (*Ductus arteriosus*, *D. Botalli*) (Fig. 266). Dadurch kommt peripher eine Mischung der Blutarten zu Stande, der

rechte Ductus Botalli führt venöses Blut zu dem vorwiegend arteriellen der rechten Aorta, während der linke Ductus der venöses Blut führenden linken Aorta gleiches Blut zuführt. Diese Überreste primitiver Einrichtungen sind bei den übrigen Reptilien in der Regel verschwunden, und die beiden Aortenbogen führen nur das ihnen von der betreffenden Kammer zukommende Blut (Fig. 266).

Eine andere Art der Verbindung des Bogens besteht in der Erhaltung der Anschlüsse der beiden Aortenbogen an nächst vorher gehende Bogen, welche zu Kopfarterien fortgesetzt sind (*Lacertilier*, mit Ausschluss der Monitoren). Auch dadurch gelangt eine theilweise Mischung des Blutes zur Ausführung, die bei den anderen nicht mehr zu Stande kommt. Die aus dem Truncus kommenden Arterien besitzen also mit mehrfachen Resten der alten Einrichtungen auch die erkennbaren Zeichen des Fortschrittes zu einer höheren Stufe der Kreislauforgane. Von den Reptilien wird diese am vollständigsten durch die *Crocodile* erreicht. Wie am Herzen selbst uns schon manche Weiterbildung begegnete (s. oben), so ist auch am Truncus arteriosus, zunächst äußerlich, die Sonderung der je aus dem rechten und dem linken Ventrikel kommenden Arterien zu einem hohen Grade gediehen. Die Gesammtheit der Arterien bildet anderen Reptilien gegenüber eine mächtige Masse, da jeder einzelne Stamm bulbusartig erweitert ist (*ba*). Jede der drei Arterien besitzt an der Kammermündung zwei Taschenklappen. Ein arterieller und ein venöser Arterienstamm sind die Producte der Differenzirung, welche jener der beiden Kammern entspricht. Beachtenswerth bleibt die vollkommene Sonderung des venösen Stammes in Pulmonalarterie und linke Aorta, wobei die letztere an ihrem Beginne dem aus der linken Kammer kommenden arteriellen Stamme unmittelbar anlagert. An dieser Stelle hat sich der einzige Rest des ursprünglichen Zusammenhanges aller Arterien im Truncus erhalten, eine kleine, in der Figur nicht sichtbare Öffnung, das *Foramen Panizzae*, welches für eine Mischung der Blutarten von geringem Belang ist.

Fig. 267.



Herz und Arterien einer Schlange (Boa). *d* rechter, *s* linker Vorhof. *c* Carotis. *ad* rechter, *as* linker Aortenbogen. *p* Lungenarterie. *sv* Art. subvertebralis. *vs* linke, *vd* rechte obere Hohlvene. *vi* untere Hohlvene. *g* mittlere Arterie.

Die beiden Aorten der *Reptilien* bringen durch auf ihrem Verlaufe bestehende Verbindungen noch eine Mischung der Blutarten zu Stande, wie sehr auch proximal die Trennung der Wege vorgeschritten ist. Mag der Venenblut führende Arterienstamm sich distal ganz mit dem für arterielles Blut bestimmten verbinden (Fig. 266) oder nur durch eine Anastomose die Mischung bedingen (Fig. 262, 268) und dann für Eingeweide sich ferner verzweigen, immer kommt es hier noch nicht zu einer völligen Scheidnng des Blutes. Diese besteht erst bei den Vögeln.

Die Reductionen der primitiven Arterienbogen entsprechen hier jenen der Reptilien, vorzüglich der Schlangen und Crocodile. Allein der *linke Aortenbogen gelangt nicht zur bleibenden Ausbildung*. Es besteht demnach nur ein einziger, *rechter Aortenbogen*, der aus der linken Kammer entspringt. Mit ihm entspringen zwei Arterienstämme, *Art. brachio-cephalicae*, welche sich je in eine *Carotis communis* und eine *Subclavia* theilen. Reste eines linken Aortenbogens erhalten sich

Fig. 268.

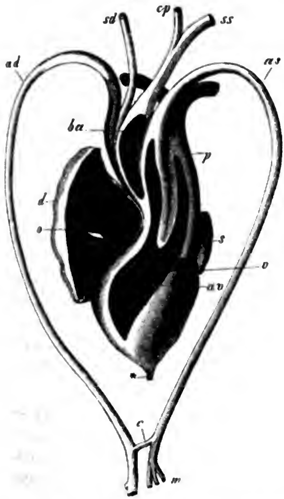
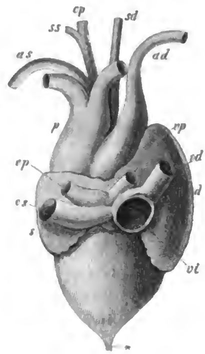


Fig. 269.



Herz mit den Arterienstämmen von Alligator lucius. Die rechte Vorkammer durch Entfernung ihrer vorderen Wand geöffnet. Ebenso die rechte Kammer mit der Offenlegung der von ihr entspringenden Arterienstämme. *ad* rechte, *as* linke Aorta. *c* Verbindung deren Enden. *m* Mesenterium. *d* rechter, *s* linker Vorhof. *o* Ostium venosum des r. Vorhofs. *av* rechtes Ostium atrio-ventriculare. *p* Pulmonalarterie. *ba* Erweiterung der rechten Aorta. *art* Art. anonyma. *cs* Carotis subvertebralis. *cp* Carotis primaria. *sd* Subclavia dextr. *ss* Subclavia sinistra. * Verbindung mit dem Pericard.

Fig. 269. Dasselbe Herz in dorsaler Ansicht. *vp* Vena pulmonalis. *vs* Vena cava superior sinistra. *vd* Vena cava sup. dextra. *vi* Vena cava inferior. Andere Bezeichnungen wie in Fig. 268.

zuweilen (Raubvögel) in Form eines ligamentösen Stranges, der den Verlauf des Gefäßes andeutet. Die aus dem letzten primitiven Arterienbogen hervorgegangene *Pulmonalarterie ist somit der einzige aus der rechten Kammer entspringende Arterienstamm.*

Der in Veränderungen des Herzens und der Arterienbogen bei den *Reptilien* beschrittene Weg ist bei den Vögeln zu seinem Ende gelangt. Die Erhaltung des reinen arteriellen Blutes in der Arterienbahn entspricht der *Steigerung der Lebens-*

energien, welche bei den Vögeln in so vielen Erscheinungen zum Ausdruck gelangt, und lässt die Einrichtungen der Kreislaufsorgane für den ganzen Organismus von hohem Werthe erscheinen.

TH. BISCHOFF, Über den Bau des Crocodilherzens. Arch. f. Anat. u. Phys. 1836. E. BRÜCKE, Denkschr. d. Wiener Acad. I. G. FRITSCH. Zur vergl. Anatomie der Amphibienherzen. Arch. f. Anat. u. Phys. 1869. C. GEGENBAUR, Zur vergl. Anatomie des Herzens. Jenaische Zeitschr. Bd. II. 1866. A. SABATIER, Études sur le coeur et la circulation centrale dans la série des vertébrés. Montpellier 1873. J. E. V. BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VII. Derselbe, Über die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XIII. C. GOMPERTS, Über Herz und Blutkreislauf der nackten Amphibien. Arch. f. Phys. 1884. C. RABL, Die Bildung des Herzens bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XII. R. GASCH, Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Vögel und Reptilien. Arch. f. Naturgeschichte 1888. C. RÖSE, Beiträge zur vergl. Anatomie des Herzens der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XVI. A. LANGER, Entwicklung des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XXI. — der Vögel und Säugethiere ebenda Bd. XXII.

Vollzogene Scheidung des Kreislaufs bei Säugethieren.

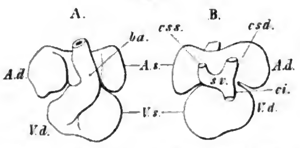
Herz und Arterienbogen.

§ 350.

Für die Sauropsiden bestand bei Reptilien eine Anzahl zur Scheidung des Kreislaufs führender Stadien, und das hier begonnene war bei den *Vögeln* zu Ende geführt. Wenn auch bei *Säugethieren* das gleiche Ziel erreicht wird, so ist es doch nicht derselbe Weg, auf welchem dieses geschieht, und in mehrfachen Spuren begegnen wir der Verfolgung einer anderen Richtung, wenn auch manches Gemeinsame erhalten bleibt.

Der Beginn ist auch hier ein *einfaches Herz* (Herzschlauch), welches nach den ersten Sonderungen, von denen die Krümmung die belangreichste ist, die späteren Differenzirungen der großen Abschnitte auch bei noch einheitlichem Binnenraum äußerlich wahrnehmen lässt (Fig. 270). Der Weg führt aus dem äußerlich schon getheilten Vorhofe (*A*) in die Kammer, aus deren rechter Hälfte ein Bulbus arteriosus (*ba*) hervorgeht, während die linke (*Vs*) dem Vorhofe und, auf die primitive Krümmung des Herzschlauches beziehbar, der Spitze entspricht. Während noch hier der Blutstrom von den Venen zu den Arterien alle Räume durchläuft, sind dabei viele Einzelstadien der Phylogenese zusammengezogen. Wir beginnen die Darstellung von dem bereits den Säugethieren eigenen Zustande.

Fig. 270.

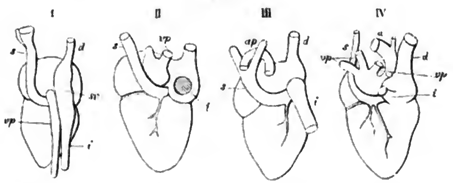


Einfacher Zustand des Herzens mit bereits erfolgter Sonderung der Hauptabschnitte. *A.d.* rechter, *A.s.* linker Vorhof. *V.d.* rechte, *V.s.* linke Kammer. *ba* Bulbus arteriosus. *sv.* Sinus venosus. *ci* Cava inferior. *csd.* Cava sup. dextra. *css.* Cava sup. sinistra. (Schematisch.)

Die Sonderung im *Bulbus arteriosus* der Säugethiere geht weder im Anschluss an Sauropsiden noch an Amphibien vor sich und bietet, besonders in Beziehung auf die letzteren, viele Zusammenziehungen, und die Vorgänge finden auch in relativ früheren Perioden statt. Am wichtigsten ist dabei das Vorkommen von *Bulbuswülsten* ähnlicher Art wie die in den oben genannten niederen Abtheilungen aufgeführten, aber nicht mehr in gleicher Ausbildung. Nur auf kurzer Strecke sind die vier unterscheidbar, und auch da wiegen zwei einander gegenüber befindliche vor. Es sind die oben als 1 und 3 bezeichneten, von denen 1 die *Spiralfalte der Amphibien* entstehen ließ. Auch hier kommt der entsprechende Wulst in Function, indem die Verbindung mit seinem Gegenstücke (3) die wichtige Scheidung von Aorta und A. pulmonalis entstehen lässt (A. LANGER). Andere minder belangreiche Vorgänge mögen hier übergangen werden.

Das Herz der Säugethiere stimmt in der auch innen vollkommenen Trennung beider Hälften mit jenem der Vögel überein. Allein in seinem Bau wie in der Anordnung der großen Gefäßstämme tritt eine bedeutsame Verschiedenheit hervor. Nur die Anlage sowohl des Herzens als auch des gesammten, gleichfalls eine Mehrzahl von Bogenpaaren besitzenden Arteriensystems ist gemeinsam. Während des Embryonalzustandes erhält sich die Communication zwischen beiden Vorhöfen, bei den Beutelthieren durch eine schlitzförmige Öffnung, bei den placentalen Säugethieren durch eine größere Lücke (*Foramen ovale*) dargestellt. Diese Verbindung gestattet dem aus der Umbilicalvene durch die Vena cava inferior in die rechte Vorkammer gelangenden Blute den Eintritt in die linke Kammer und von da die

Fig. 271.



Verhalten der großen Venenstämme am Herzen. I Reptil (Python). II Vogel (Sarcorhamphus). III Beutethier (Halmaturus). IV Schwein. Sämmtlich von hinten dargestellt. *i* Vena cava inferior. *s* Vena cava superior sinistra. *d* Vena cava superior dextra. *vp* Arteria pulmonalis. *a* Aorta. *sv* Sinus venosus.

Vertheilung in den Körperkreislauf durch die Aorta. Bei den Monodelphen wird die Öffnung durch das Vorwachsen einer gegen den linken Vorhof gerichteten Scheidewand (*Valvula foraminis ovalis*) allmählich geschlossen, so dass nach der Geburt eine vollständige Trennung der Vorkammern entsteht. Indem jene Valvula gegen den rechten Vorhof einspringt, kommt selbst bei ihrer Ausbildung ein Verschluss des Foramen ovale erst dann zu Stande, wenn auch dem linken Vorhof Blut zugeführt wird, in reicherem Maße *erst nach der Geburt*; dann erst wird die Klappe wirksam, wenn sie von beiden Seiten unter dem gleichen Druck steht.

Die Umgrenzungsstelle des ursprünglichen Foramen ovale bleibt als ein ringförmiger Wulst auch später unterscheidbar und deutet das Foramen ovale als eine altererbte Verbindung an, den *ursprünglich einheitlichen Zustand des Vorhofs.*

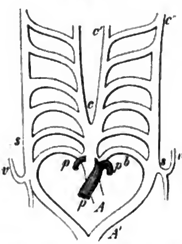
Für die beiden Vorhöfe kommen die in sie mündenden Venen auch hinsichtlich der Wandungen in Betracht. Der Sinus venosus wird vollständig in die rechte Vorkammer aufgenommen. Die Venenmündungen befinden sich dann in der Vorkammerwand. In der Anordnung dieser Venen bestehen im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie bei den Sauropsiden (vergl. Fig. 271 I, II mit III, IV), wenn auch der Sinus venosus seine Selbständigkeit bei den *Vögeln* verloren hat. Von den ursprünglich in den Sinus mündenden Venen schließt sich die rechte obere Hohlvene (III, IV *d*) am vollständigsten dem rechten Vorhofe an, dessen oberer Theil wie aus dieser Vene fortgesetzt sich darstellt, in dem Maße, als die linke nach theilweiser Abgabe ihres Gebietes ihre Bedeutung einbüßt, um schließlich nur als Herzvene (*Vena coronaria cordis*) zu dienen. Die untere Hohlvene (*i*) geht gleichfalls in die Vorhofswand über, welche, nachdem schon der Sinus in sie aufgenommen ist, nunmehr durch die Venen eine zweite Zunahme erfährt, so dass der Vorhofsraum jetzt zum bei Weitem größten Theile durch den von außen her gekommenen Zuwachs entstanden ist. Ähnliches ergiebt sich auch für den *linken Vorhof.* Hier sind es die *Lungenvenen*, von denen die Veränderung kommt. Nachdem die zu Anfang einheitliche Vene sich getheilt hat, finden sich beide noch nahe bei einander zur Mündung in den hinteren oberen Raum des linken Vorhofes und können hier wieder Theilungen eingehen, so dass drei oder vier Lungenvenen selbständig ausmünden (IV, *vp*). Wichtig ist das *Auseinanderrücken der Mündungen*, wodurch eine größere Fläche der Vorhofswand für die Venen beansprucht wird. Die ganze Strecke der Vorhofswand geht von den Venen aus, und der betreffende Raum ist ein neuer Erwerb. *An beiden Vorhöfen des Herzens ist somit je ein beträchtlicher Abschnitt von Venen her entstanden*, eine Zuthat, welche auch an den Innenflächen als nicht zum primitiven Vorhof gehörig, an der *glatten Beschaffenheit* erkennbar ist. Der *trabeculäre Zustand* der Vorkammer ist dagegen auf den vordersten (ventralen) Abschnitt des Gesammtraumes beschränkt, welcher eine unansehnliche, beiderseits verschieden gestaltete Verlängerung, die »*Herzohren*« bildet (*Auriculae cordis*). Sie entsprechen dem größten Theile der Vorhöfe der unteren Abtheilungen, deren hinterer Vorhofsraum rechterseits aus einem bei jenen vom Vorhofe getrennten Sinus venosus gebildet wird. Die Herzohren der Säugethiere sind daher *Rückbildungen des vorderen Vorhofsabschnittes*, durch welche der durch die Vene gelieferte räumliche Zuwachs compensirt wird. In ihrem besonderen Verhalten bestehen beiderseits manche Verschiedenheiten.

Bei den Kammern sind die Wände bei verhältnismäßig kleinem Binnenraume aus demselben spongiösen Muskelgewebe gebildet, wie wir es bei den niederen Wirbelthieren auch noch im ausgebildeten Zustande antreffen. Allmählich verdicken sich die Balken, und ein Theil davon geht in die compactere Herzwand über. Membranöse, durch Duplicaturen gebildete Atrioventricularklappen sind

nur vorübergehend vorhanden. Der mehr nach innen zu verlaufende, das Lumen des Kammerraumes begrenzende Theil des Balkennetzes, welcher am Umfange des venösen Ostiums inserirt, setzt sich mit jenen Klappenmembranen in Verbindung. Indem der freie Rand der Klappe im Wachsthume zurückbleibt, und nur der mit den Muskelbalken zusammenhängende Theil sich erhält, *gelangt die Klappe in Verbindung mit der Kammerwand*, die ihre Muskelbalken in eine am Ostium entspringende Membran übergehen lässt. Bei Monotremen (Ornithorhynchus) erhält sich in der rechten Kammer eine vom Rande ausgehende Muskelklappe, es kommen aber auch Verbindungen mit den Balken vor, und nur das ist sicher, dass hier ein niederer Befund als bei den übrigen Säugethieren noch vorhanden ist. Bei den letzteren erfolgt eine Differenzirung der Kammerwand. Die zur primitiven membranösen Klappe gelangten Muskelbalken ziehen sich gegen die Kammerwand zurück, zu *Papillarmuskeln* umgestaltet, indess ihr vorderer zur Klappe verlaufender Theil durch Sehnenfäden (*Chordae tendineae*) vorgestellt wird. Die übrigen spongiösen Muskelnetze der Kammerwand bleiben als *Trabeculae carneae* bestehen. Die *Atrioventricularklappen sind somit sammt den Chordae tendineae Differenzirungen eines Theiles des primitiven muskulösen Balkennetzes*, welches mit primitiven Klappen sich in Verbindung gesetzt hat. Die gleichen Klappen in der linken Kammer des Vogelherzens nehmen auf die gleiche Art ihre Entstehung.

Für die aus den Kammern kommenden *Arterienbogen* besteht eine ähnliche Anlage wie bei Sauropsiden, aber mehr noch als bei diesen ergiebt sich das Gemeinsame nur aus der Vergleichung der einzelnen Entwicklungsstadien und erscheint erst successive.

Fig. 272.



Schema der Umwandlung der arteriellen Gefäßanlage. Die schwindenden Strecken sind frei gelassen. *A* Aorta. *p* Pulmonalis. *c* Carotis. *s* Subclavia. *v* Vertebralis. *b* Ductus Botalli.

Aus den Arterienbogen der Embryonalanlage differenziren sich bei den *Säugethieren* die großen Arterienstämme in etwas anderer Anordnung, als dies bei *Sauropsiden* der Fall war. Die beiden ersten Bogen schwinden vollständig, der dritte stellt wie sonst einen Theil der Carotis (*c*) her. Der vierte geht rechts in die Subclavia über, während er linkerseits den Aortenbogen hervorgehen lässt, von welchem die linke Subclavia selbständig entspringt. Carotiden und rechte Subclavia sind mit dem Anfange der Aorta vereinigt. Ein *linker Aortenbogen ist also bei den Säugethieren der Hauptstamm* des arteriellen Gefäßsystems. Aus dem sechsten primitiven Bogen bilden sich die Art. pulmonalis, die linkerseits während des Fötallebens durch einen Ductus arteriosus (*Ductus Botalli*) mit dem Aortenbogen communicirt. Das in die rechte Kammer gelangende Blut der oberen Hohlvene wird dadurch von den Lungen ab- und in die absteigende Aorta eingeleitet, die also bis zur Geburt gemischtes Blut führt. Nach der Geburt schwindet die Communication zwischen der Pulmonalarterie und Aorta descendens, und der

betreffende Abschnitt (*b*) jenes Gefäßes wird in einen Strang (Ligamentum Botalli) umgewandelt.

Der linke Aortenbogen bedingt den Ausschluss der Sauropsiden von der Vorfahrenreihe der Säugethiere und lässt nur die *Amphibien* in Betracht kommen, mehr durch Befunde der Indifferenz als durch directe Anschlüsse.

C. Röse, Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Morphol. Jahrb. Bd. XV.

Vom peripherischen Blutgefässsystem der Cranioten.

Vom Arteriensystem.

§ 351.

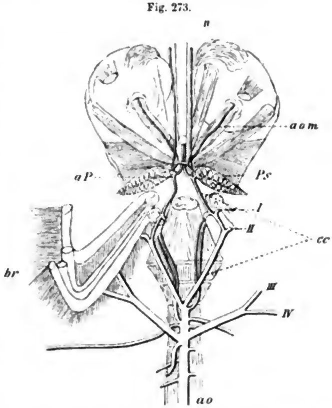
Mit dem Herzen oder vielmehr mit dem davon ausgehenden *Truncus arteriosus* fand die Vertheilung der Arterien ihre Darstellung, welche ihr Gebiet am Kopfe besitzen. Die Bedeutung dieses Körpertheils im Gegensatze zum Rumpfe wird in der phylogenetisch wie ontogenetisch begründeten Besonderheit des Kopfes verständlich, indem sich daraus die Anforderungen ergeben, welche für die Vertheilung des Blutes hier bestehen. Wie aus dem Herzen bald nur venöses Blut, bald mit diesem auch arterielles zur Vertheilung gelangt, so sind auch die Blutbahnen *nicht nach der Beschaffenheit* des Blutes zu unterscheiden, und es ist wesentlich die *Richtung*, *in welcher das strömende Blut sich bewegt*, wodurch die Bezeichnung der Gefäßbahn bestimmt wird. Damit stimmt auch im Ganzen die Structur der Wandungen der Gefäße überein. Das Verhalten zu den *Kiemen* ist für die Unterscheidung der Gefäße nicht minder von Wichtigkeit. Aus den primitiven Arterienbogen kommende Gefäße, die in den Kiemen aufgelöst werden, sind die *Kiemenarterien*, aus welchen die *Kiemenvenen* sich sammeln, um die große Körperarterie, die *Aorta*, hervorgehen zu lassen.

Die bei Cyclostomen entstandene Lageveränderung der *Kiemen* nach hinten zu hat auch für die großen Arterienbahnen Eigenthümlichkeiten hervorgerufen. Bei den *Myxinoiden* vereinigen sich fast alle Kiemenvenen zur Bildung einer subvertebralen *Aorta*, die sich nach hinten als *Hauptarterie des Körpers* fortsetzt, aber auch nach vorn zu, als »*Arteria vertebralis impar*«, verlängert ist. Auf ähnliche Weise sammeln sich zwei seitliche Längsstämme aus den Kiemenvenen, welche vorn mit je einem Ast in die *Arteria vertebralis impar* eingehen, mit einem anderen Aste dagegen eine Carotis bilden. Die beiden Carotiden theilen sich in einen äußeren und inneren Zweig, von welchen der Kopf versorgt wird. Den *Petromyzonten* dagegen fehlt die vordere Verlängerung der Aorta, und die auf ähnliche Weise wie bei den *Myxinoiden* entstehenden Carotiden sind die einzigen vorderen Arterien.

Als paariges Gefäß wird die Aorta der Selachier angelegt, aber es ist nicht ganz sicher, in wie weit darin ein primitiver Zustand ausgedrückt ist, zumal

die Vereinigung sehr früh eintritt. Die Vereinigung der Kiemenvenen lässt später, wie auch bei den Ganoiden und Teleostei, die Aorta entstehen. Die Kiemenvenen pflegen je zu zweien aus einer Kieme auszutreten. Die Carotiden nehmen ihren Ursprung aus der ersten Kiemenvene oder aus dem Vorderende des paarigen Arterienstammes, der jederseits als Aortenwurzel die Kiemenvenen sammelt und sich dann mit jenem der anderen Seite zur Aorta vereint oder auch vorn eine solche Queranastomose eingeht, die einen arteriellen *Circulus cephalicus* (Fig. 273 *cc*) an der Schädelbasis abschließt. Eine besondere Augenarterie entsteht aus den Gefäßen der Nebenkieme (*Ps*), in welche entweder ein directer Ast der ersten Kiemenvene (Selachier) oder ein den Zungenbeinträger umziehender Zweig aus demselben Gefäße eintritt (Teleostei). In dem Ursprunge und der Anordnung der einzelnen Gefäße kommen viele Modificationen vor, wovon die bedeutendsten das Verhalten der Carotiden und der Augenarterie betreffen.

Fig. 273.



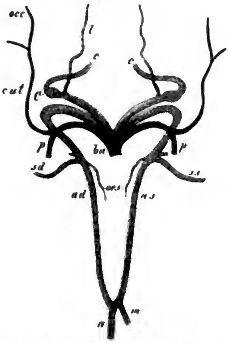
Circulus cephalicus und Arterien des Kopfes von Esox lucius. *cc* Circulus cephalicus. *I, II, III, IV* Venen der betreffenden Kiemenbogen. *ao* Aorta. *aom* Arteria ophthalmica major. *Ps* linke Pseudobranchie. *aP* rechte Pseudobranchie. *br* Kiemenbogen durchschnitten. *n* Nerv. (Nach F. MAURER.)

Der Verlauf der Aorta unterhalb der Wirbelsäule lässt diese auf sehr verschiedene Art an der Umschließung des Gefäßes theilnehmen, bei allen Fischen auf der caudalen Strecke, aber schon bei Ganoiden (Stören) kommt auch nach vorn die Anpassung des Achsenskeletes zur Ausbildung. Wie schon in der Art der Vereinigung der Kiemenvenen zur Aorta eine große Mannigfaltigkeit herrscht, so besteht eine solche auch für das peripherische Arteriensystem des Körpers. Wir erwähnen nur die *A. subclavia*, die von Kiemenvenen abgegeben werden kann, im Wesentlichen aber sich den metameren Arterien ähnlich verhält, im Caliber wie im Verlauf dem zugetheilten Gebiet angepasst. Von Eingeweidearterien erlangt eine *Coeliaca*, die auch eine Mesenterica superior zu umfassen pflegt, einige Mächtigkeit.

An den Arterien des Darmes besteht für die Anfänge eine gleichartigere Vertheilung als später, indem eine Aufnahme einzelner Arterien in einen gemeinsamen Stamm successive Platz greift. Die zum Hauptgefäß für Mittel- und Enddarm werdende Arterie ist bei *Selachiern* die Arterie, welche zum Vorläufer des Cöcum (Proc. digitiformis) tritt (HOWES).

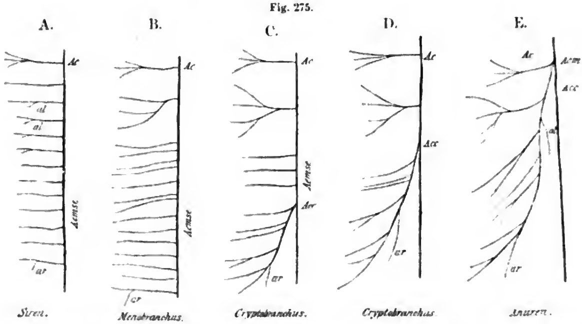
Die Kopfarterien der **Amphibien** entspringen bei den Perennibranchiaten aus dem vorderen Theile der Aortenwurzeln, bei den Caducibranchiaten aus dem bleibenden vorderen Arterienbogen, oder sie sind die Fortsetzungen des vorderen Bogens selbst (Fig. 274 *c*). Eine zur Zunge tretende Arterie (*l*) repräsentirt eine Carotis externa. Nach deren Abgang findet sich bei Fröschen eine Anschwellung (*C*) des Carotisstammes, die sogenannte *Carotidendrüse*. Das Lumen des Gefäßes ist hier durch ein Balkennetz in zahlreiche engere Bahnen anfgelöst, ähnlich wie bei der Einschaltung eines Capillarnetzes in die Bahn einer Arterie. Es ist die in den einzelnen Stadien anzutreffende unvollständige Rückbildung eines Kiemengefäßnetzes, das schon oben erwähnt ist. Das folgende Bogenpaar bildet *Aortenbogen* (*ad*, *as*), die nach hinten convergiren, schließlich in einen unpaaren Aortenstamm (*a*) zusammentreten. Jeder Aortenbogen entsendet eine *Subclavia* (*sd*, *ss*). Kurz vor der Vereinigungsstelle geht von der linken Aorta eine starke *Eingeweidearterie* (*m*) hervor. Einen letzten Arterienbogen bildet die *A. pulmonalis*. Sie

Fig. 274.



Arteriensystem des **Frosches**. *ba* Bulbus arteriosus. *c* Carotis. *C* Carotidendrüse. *l* Art. lingualis. *ad* rechte, *as* linke Aorta. *a* Aortenstamm. *m* Art. coeliaco-mesenterica. *sd* rechte, *ss* linke Subclavia. *oes* Speiseröhrenäste. *p* Lungenarterie. *cut* Hautast derselben. *occ* Hinterhauptszweig.

Fig. 275.



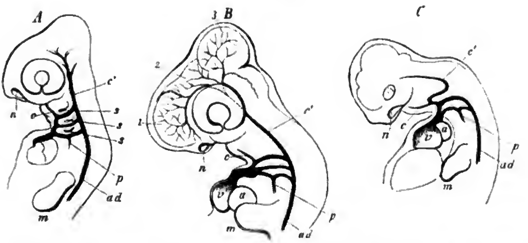
Schema der Darmarterien bei **Amphibien**. *Ac* Coeliaca. *al* Lienalis. *ar* Art. rectalis. *Acmse* Art. mesentericae. *Acc* Art. coecalis. *Acm* Art. coeliaca mesenterica. (Nach KLAATSCH.)

giebt, bevor sie zur Lunge tritt (*p*), einen ansehnlichen Hautast ab (*cut*), der sich am Rücken und Nacken bis zum Hinterhaupte verzweigt und für die respiratorische Function des Integuments Zeugnis ablegt.

Für die *Darmarterien* ist eine allmählich erfolgende *Concentrirung der Ursprünge* von Wichtigkeit, da durch sie eine größere Sicherheit für gleichmäßige Blutvertheilung erzielt wird, als bei dem directen Abgange der einzelnen Gefäße von der Aorta besteht. Wir sehen so im Beginne das Walten einer Indifferenz (*A*), wenn auch eine Arteria coeliaca bereits unterscheidbar ist. In einem folgenden Stadium (*B*) sind die Arterien der Milz vereinigt. Weiterhin wird die zum Anfang des Enddarmes tretende Art. coecalis zu einem Sammelgefäß (*C*), welches auch vor ihm von der Aorta abgehende Arterien aufnehmen kann (*D*). In einem letzten Zustande wird auch diese Arterie der vorhergehenden Mesenterialarterie angeschlossen, und der gemeinsame Stamm erscheint als *Arteria coeliaco-mesenterica*, die ein Erwerb der *Anuren* ist. Die Veränderung erfolgt weniger durch Neubildung als durch *Wachsthumsvorgänge im Bereiche der Aorta*, in Folge deren die Ursprünge der Arterien einander sich nähern, um schließlich sich zu vereinigen; und, wie für die Stämmchen, geschieht dies auch an deren Verzweigung, so dass die Endgebiete am wenigsten von den Veränderungen berührt sind. Dass bei den Amphibien der Verschmelzungsprocess an der Art. coecalis beginnt (KLAATSCH), lässt den Vorgang an den bei Selachiern sich reihen, wie er oben erwähnt ist. Für das Ende der Aorta bleibt noch die Hinterextremität und der Schwanz.

Die **Amnioten** bieten in den ersten Zuständen unter sich viele übereinstimmende Verhältnisse des Arteriensystems. Die das Gehirn und das Auge versorgende Carotis interna (Fig. 276 *A*, *B*, *c'*) zieht aus der nach vorn gehenden Fortsetzung der jederseitigen Aortenwurzel. Die äußere Carotis ist ein Zweig

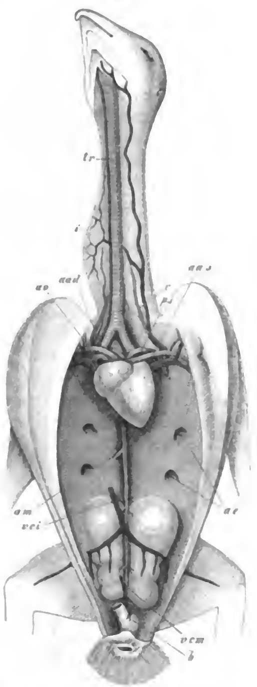
Fig. 276.



Entwicklung der großen arteriellen Gefäßstämme, dargestellt an Embryonen *A* eines **Reptils** (Eidechse) *B* **Vogels** (Hühnchen) und *C* **Säugethiers** (Schwein). Bei allen sind die beiden ersten Arterienbogenpaare verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und sechste primitive Bogen vollständig. Bei *C* ist die Verbindung des dritten mit dem vierten gelöst. Vom sechsten Bogen geht ein Ast (*p*) als Pulmonalarterie ab. Der Stamm von da bis zur Aorta bildet den Ductus Botalli. *c* Carotis externa. *c'* Carotis interna. Bei *A* und *B* vordere Fortsetzung der Aortenwurzel, bei *C* mit Carotis externa gemeinsamen Stamm bildend. *a* Vorhof. *v* Kammer. *ad* Aorta descendens. *s* Kiemenspalten. *m* Anlage der Vordergliedmaße. *n* Nasengrube. (Nach H. RATHKE.)

des dritten primitiven Arterienbogens. Schwindet der Zusammenhang dieses Bogens mit dem vierten, so gehen beide Carotiden jederseits aus einem gemeinsamen Stamme hervor (*C*). Sie erscheinen im Allgemeinen als zwei an den Seiten des Halses mit dem N. vagus verlaufende Stämme. Bei den Eidechsen hängen sie noch mit dem folgenden Arterienbogen zusammen und bewahren damit ihr ursprüngliches Verhalten. Die rechte gemeinschaftliche Carotis erleidet bei vielen Schlangen eine Rückbildung und kann sogar vollständig verschwinden.

Fig. 277.



Herz und große Gefäße von *Buteo vulgaris*. *tr* Trachea. *i* Kropf. *ae* Communication der Luftsäcke mit den Lungen. *b* Bursa Fabricii. *ao* Aortenbogen. *aad* Art. anonyma dextra. *aas* Art. anonyma sinistra. *ps* Art. pulmonalis sinistra *c* Carotis. *am* Eingeweidearterie. *vci* Anfang der unteren Hohlvene. *vcm* Vena coccygeo-mesenterica.

Für die *Eingeweidearterien der Amphibien und Reptilien* kommt vor Allem deren Vereinigung am Ursprunge von der linken Aorta in Betracht (vgl. Fig. 274 *c'* und *m*), wobei sich zeigt, dass jene Arterien im Gegensatze zu den Körperarterien vorwiegend venöses Blut führen.

Auch bei den Vögeln entspringt die Carotis mit einer Subclavia von einem gemeinsamen Stamme (*Art. brachiocephalica*), welche bei der von der *Subclavia* erfahrenen Ursprungsänderung eine secundäre Einrichtung ist. Die Carotis verlässt aber jene Bahn und lagert sich median an die Unterfläche der Halswirbel, indess die linke ihren Verlauf beibehält. Indem bei Anderen beide Carotiden diese Abweichung zeigen, wird ein Übergang zu einer dritten Form gebildet, die durch Verschmelzung der beiden an einander gelagerten Gefäße sich ausspricht. Dabei schwindet der isolirt verlaufende Theil der rechten Carotis, und es entsteht ein linkerseits entspringender median verlaufender Gefäßstamm, der sich als *Carotis primaria* zum Kopfe begiebt. Dieses Verhalten besitzen manche *Vögel* mit den *Crocodilen* gemeinsam. Verschieden hiervon ist ein bei Schlangen und manchen Sauriern bestehender unpaarer Carotidenstamm, der gleichfalls vorn

in zwei Kopfarterien übergeht. Diese Bildung geht aus der Annäherung der Ursprungsstellen beider Carotiden am rechten Aortenbogen hervor. Aus der vereinigten Ursprungsstelle entsteht ein gemeinsamer Stamm. Eine andere Eigenthümlichkeit ist das Vorkommen einer unpaaren, vom rechten Aortenbogen längs der Wirbelsäule nach vorn verlaufenden Subvertebralarterie. Die Arterien für den *Darm* zeigen zwar kein so nahes Zusammengerücktsein des Ursprungs von der Aorta wie die Reptilien, allein noch auf jene beziehbare Verhältnisse, und der Anfang der abdominalen Aorta ist immer bevorzugt, die mit dem Verschwinden der linken Aorta die Herrschaft über alle Arterien erlangt hat.

Die aus der Rückenaorta entspringende *primitive Subclavia*, wie sie bei Fischen besteht, weicht einer anderen, wohl im Zusammenhang mit der Wanderung der Gliedmaßen. Ontogenetisch bleibt aber der Ursprung erhalten, wenn auch das Hauptgebiet der anderen Arterie, der *secundären Subclavia*, überlassen wird, welches früher nur die Schultermuskeln (Chamaeleo) zu versorgen hatte. Der Subclavia der *Vögel* entspricht auch jene der *Schildkröten* und *Crocodile*, auch der Cetaceen unter den Säugethieren. Auch Veränderungen an der Aorta haben ihren Theil an der Neubildung.

Unter den **Säugethieren** ergeben sich durch ähnliche Wandlungen der Gefäßstämme während der Entwicklung gleichfalls vielerlei Modificationen. Diese treffen unter anderen besonders die beiden *Endäste der Carotiden*, von denen die innere, wie auch bei manchen Lacertiliern und Vögeln, keineswegs ausschließlich für die Schädelhöhle und die Sinnesorgane bestimmt ist.

In dem Ursprunge der Carotiden und dem Verhalten zu den Subclavien bieten die *Säugethiere* viele in den einzelnen Ordnungen zur Geltung gelangte Combinationen.

Die Carotis verhält sich bei der keineswegs allgemeinen Theilung in zwei Stämme als *Carotis communis*. Ihr wichtigster Ast ist die *C. interna* oder *cerebralis*, welche, zum Gehirn sich vertheilend, auch manche anderen Arterien abgeben kann. Minder bedeutend ist der als *Carotis externa* unterschiedene Endast, welcher, im Gesichte sich verbreitend, als *C. facialis* erst mit der Entfaltung ihres Endgebietes ansehnlichen Umfang erreicht (Mensch). Die beiden bei *Säugethieren* unterschiedenen Carotiden sind somit nicht homolog den bei den niederen Wirbelthieren mit gleicher Benennung geltenden, nur die *Carotis interna* geht durch alle Abtheilungen, während die *C. externa* der Säugethiere nur eine Abzweigung von dieser ist. Der Durchtritt durch das Cranium geschieht aber auf sehr verschiedenen Wegen.

Die *Ausbildung des Gehirns* verlangt noch eine andere Blutzufuhr, welche in den niederen Abtheilungen auf mehrfache Weise zu Stande kommt, immer Verbindungen mit der Carotis eingehend. Der Eintritt in die Schädelhöhle geschieht durch das Foramen cranio-vertebrale, wohin bei Säugern in der Regel eine *Art. vertebralis* gelangt. Diese Arterie tritt von der Subclavia oder auch von einer anderen Arterie abgehend durch den *Canalis vertebralis* der Halswirbel zum Hinterhauptsloch, wo sie die Medulla oblongata umgreifend mit der anderseitigen die *Art. basilaris* bildet, welche in Verbindung mit der Carotis den *Circulus arteriosus Willisii* formirt. Die Vertebralis ist damit eine wichtige Zufuhrbahn für das Gehirn. Der Vertebralcanal ist ihr Weg, aber nicht ihr Product, und er wird nicht vollständig von ihr durchzogen; sein Anfang kann in den Querfortsätzen verschiedener oberer Cervicalwirbel liegen. Langhalsige Säugethiere (Ungulaten, auch Schwein) haben die Vertebralis

verloren, und eine andere Arterie — meist die Occipitalis — dient unter gleichem Eintritt in das Cranium als Ersatz.

Für die *Subclavia* bestehen mehrfache, von einander sehr verschiedene Ursprungsstellen, so dass für die Genese dieses Gefäßes die Vererbung eine minder bedeutende Rolle zu spielen scheint als die Anpassung.

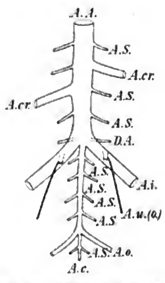
Der Stamm der *Aorta* setzt sich in gleichmäßigem Verhalten längs der Wirbelsäule fort zu der *Arteria caudalis*, bei verkümmertem Schwanze die Arteria sacralis media vorstellend.

Die Aorta entsendet außer den Darmarterien auf ihrem Verlaufe in regelmäßiger Folge entspringende, für die Metameren des Körpers bestimmte *Arteriae intercostales* und endlich bei der Ausbildung von Hintergliedmaßen solche, die sich an diesen vertheilen.

Die *Coeliaca* und *Mesenteria superior* bilden bei den Säugethieren die Hauptarterien des Darmcanals und stellen die Fortdauer der alten Organisationen vor. Eine *Mesenterica inferior* kommt erst bei den placentalen Säugethieren als bedeutenderer Gefäßstamm zum Vorschein.

Die bei den Fischen mehrfachen *Renalarterien* bewahren dieses Verhalten bei Amphibien, wie bei den meisten Reptilien, selbst bei den Vögeln bestehen noch mehrere Nierenarterien, von denen eine mittlere aus der Arteria ischiadica entspringt. Ausnahmsweise, aber keineswegs selten kommt die Mehrfachheit dieser Arterien auch noch bei Säugethieren vor. Aber im Ganzen herrscht auch für die Nieren die allmähliche Vereinigung zahlreicher im Anfange bestehender Arterien zu einem jederseits gemeinsamen Stamme.

Fig. 278.



Arterien vom Ende der Aorta (*AA*) von Aquila naevia (halbschematisch.) *A.A* Aorta. *A.S* Arteriae sacrales. *Ai* Art. ischiadica. *A.cr* Art. cruralis. *A.u* Art. umbilicalis. *A.c* Art. caudalis. *A.o* Art. obturatoria. *D.A* Übergangsarterie. (Nach HOCHSTETTER.)

Die *Arterien der hinteren Gliedmaßen* erscheinen erst nach der größeren Ausbildung dieser Theile als directe Äste der hinteren Aorta. Die beiden für diese Theile bestimmten Hauptstämme (Arteriae iliacae) sind nicht immer dieselben. Wie aus den Lagebeziehungen zum Becken hervorgeht, können verschiedene Äste das Gebiet jener Arterien versorgen. Bei *Amphibien* und *Sauropsiden* sind die *Arteriae ischiadicae* die Hauptstämme der Hinterextremitäten. Beiderlei Arterien besitzen im Wesentlichen hinsichtlich ihres Abgangs metameren Charakter, erlangten ihr Caliber, wie andere Blutgefäße, aus dem Umfange ihres Gebietes. Die Sonderung in zwei Stämme ist wohl aus einer Anpassung an das Becken bei *Sauropsiden* hervorgegangen (s. oben). Die metamere Bedeutung der Femoralis ist in Fig. 278 *Acr* zu ersehen, wo eine Variation verschiedene Metameren für diese Arterie in Anspruch genommen hat. Die Trennung der Arterien in Femoralis und Ischiadica erhält sich nicht allgemein, bei den Vögeln, zum Beispiel bei manchen

Impennes und Anderen, hat die Femoralis das ganze Gebiet übernommen, und die Ischiadica ist nicht mehr die Hauptarterie der hinteren Extremität. Wir haben darin aber keinen Anschluss an die *Säugethiere* zu erkennen, sondern ein selbständig erreichtes Ziel, für welches die Anfänge in manchen Punkten verschieden sind. Bei den *Säugethieren* findet vielmehr wie bei *Amphibien* und *Reptilien* der Abgang der Arterien für die hinteren Gliedmaßen von einer kurzen Aortenstrecke statt, und hier ergiebt sich bei Embryonen, dass eine *Art. ischiadica als Hauptarterie der Gliedmaße* sich anlegt, so dass der ursprüngliche Zustand für alle höheren Wirbelthiere gemeinsam ist (HOCHSTETTER). Das definitive Verhalten kommt in verschiedener Art, auch unter Betheiligung der Art. umbilicalis, zu Stande, und dann tritt als Regel für die *Säugethiere* der Abgang zweier *Art. iliacae communes* von der Aorta auf, wobei jede in eine Iliaca interna oder Hypogastrica und eine *Iliaca externa* sich spaltet, von denen die letztere als *A. femoralis* die Hauptarterie ist. Die verschiedenen Abtheilungen der Säugethiere zeigen die Entstehung dieses Zustandes auf mannigfaltigen Stufen, aus denen das Gemeinsame mehr oder minder erhellt. Auch in manchen Variationen, wie sie bei dem genau untersuchten Menschen bekannt geworden sind, kommt das zum Ausdruck.

H. RATHKE, Aortenwurzeln und davon ausgehende Arterien der Saurier. Wiener Denkschriften 1857. R. DEMME, Das arterielle Gefäßsystem von Acipenser ruthenus. Wien 1860. L. CALORI, Sulla splanchnologia e sui vasi sanguiferi dell' Uromastix spinipes. Mem. Accadem. di Bologna 1863. J. HYRTL, Die Kopfarterien der Haifische. Wiener Denkschriften 1872. Derselbe, Das arterielle Gefäßsystem der Monotremen. Ibidem 1853. J. MAKAY, Developement of the branchial arterial arches in Birds etc. Philosoph. Transact. V. 179. 1888. F. HOCHSTETTER, Der Ursprung der Art. subclavia der Vögel. Morph. Jahrb. Bd. XVI. Derselbe, Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmaße. Ebenda. Derselbe, Über die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen. Ebenda.

Vom Venensystem.

Hauptstämme und vorderes Gebiet.

§ 352.

Gemäß der physiologischen Bedeutung in Vergleichung mit den Arterien kommt den Venen ein geringerer Werth zu, denn sie dienen nur der Sammlung und der Rückleitung der ernährenden Flüssigkeit, nachdem diese ihre Leistung für den Organismus vollzogen hat. Nur für die Athmungsorgane, Kiemen oder Lungen, besteht insofern eine Besonderheit, als hier das zurückkehrende Blut, welches als venöses auf arterieller Bahn zugeleitet ward, als mehr oder minder arteriell gewordenes seinen Weg nimmt und damit die Anordnung des gesammten Gefäßsystems in verschiedener Weise beherrscht. Schon beim Herzen haben diese Verhältnisse Berücksichtigung gefunden, so dass jetzt nur das Verhalten der Körpervenen in Betrachtung zu kommen hat.

Die Vertheilung der Venen erfolgt in der Peripherie in Gestalt von Netzen oder *Geflechten sehr unregelmäßiger Art*, auch unter häufigem Wechsel des Calibers

tritt in allen Stücken ein *Gegensatz zu den entsprechenden Arterien* hervor, wie auch die Wandung in ihrer viel minderen Mächtigkeit sowie in der bedeutenden Verschiedenheit selbst auf kurzen Strecken eigenthümlich ist. Die Variation kommt überall zur Herrschaft, und selbst an den größeren Stämmen ist eine Anpassung an die Räumlichkeit zwischen anderen Organen zu ersehen. Die Venenwege zeigen manche Erweiterungen, *Venensinus*, besonders an Sammelpunkten mehrerer Venen, aber auch innerhalb von Geflechten, wie denn, gemäß der Mannigfaltigkeit der Wandung und des Lumens, viele im Vergleich zum Verhalten der Arterienbahn neue Zustände auftreten. Dazu gehört auch das Vorkommen von *Klappen*, welche die Richtung des Blutstromes sichern und aus der innersten Wand entstehen, theils als Fortsetzungen derselben an den Vereinigungsstellen (*Winkel- oder Astklappen*), theils als taschenförmige Gebilde des Verlaufs der Venen (*Taschenklappen*). Diese sind in der Regel zu Paaren angebracht und erst bei Säugethieren in bedeutender Entfaltung. Auch die histologische Zusammensetzung der Venenwand erfährt Differenzirungen, am wirksamsten in einer *Muscularis*, die in niederen Befunden meist nur in Spuren, durch vereinzelte glatte Muskelzellen vertreten ist. Zu einer Schicht vermehrt, entsteht ein Einfluss nicht bloß auf die Stärke der Wand, sondern auch auf das Lumen der Vene, welches seine Anpassung an den Füllungszustand in verschiedener Weise zum Ausdruck zu bringen vermag.

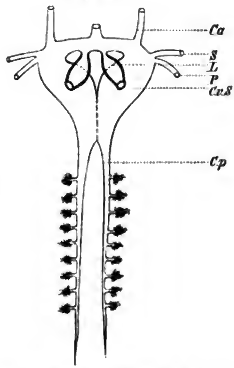
Gegen das Herz findet eine Vereinigung der Venen in *Stämme* statt, in etwas regelmäßigerer Anordnung, als sie sonst die Venenbahnen besitzen. Es sind die Hauptvenen, Venae cardinales, *vordere und hintere*, von der Körperwand ausgehend und jederseits zu einem zum Herzen führenden Stamme, dem Ductus Cuvieri, verbunden, während vom Darm entspringende Venen die Pfortader, *Vena portae*, zusammenfügen, die, in der Leber sich vertheilend, das Blut durch die *Venae hepaticae* den Rückweg zum Herzen nehmen lässt. So liegt hier innerhalb des Venensystems eine besondere Strecke der in capillare Gefäße aufgelösten Venenbahn, die des Pfortaderkreislaufs.

Die Cyclostomen bieten in ihren beiden großen Abtheilungen beträchtliche Verschiedenheiten in der Anordnung der Stämme. Die *Petromyzonten* besitzen Symmetrie in den gleich starken hinteren Cardinalvenen, und die Pfortader liegt in der den Darm ventral durchziehenden Einfaltung. Bei *Myxinoiden* ist die linke hintere Cardinalvene aus der Cardinalvene fortgesetzt, die rechte mehr durch Querstämmchen vertreten, welche der linken zugehen. Ein rechter Ductus Cuvieri fehlt. Die Pfortader hat zum Darm eine dorsale Lage.

In den Hauptstämmen ergeben sich für die Gnathostomen einheitlichere Verhältnisse, welche wir mit den Selachiern beginnen wollen. Die einheitliche *Caudalvene* nimmt zwischen den Nieren ihren Weg, auf welchem sie, an diese sich verzweigend, sich in der Regel auflöst, wenn auch noch manche andere Verbindungen für sie bestehen. Medial von den Nieren sammeln sich die *hinteren Cardinalvenen* aus den Nieren, auch aus dem Geschlechtsorgan, Blut aufnehmend, so dass die Nieren innerhalb der Venenbahn sich finden. Daher besteht ein

Nierenpfortaderkreislauf, an welchem man zu- und abführende Venen unterscheidet, *Venae renales advehentes* und *revehentes*. Gegen das Herz hin erweitert sich jede der beiden Cardinalvenen (Fig. 279 *Cp*) sinusartig und nimmt noch eine Vena subclavia (*s*) und eine andere Vene, Seitenvene (*p*) auf, um sich mit der vom Kopfe her kommenden, viel schwächeren vorderen Cardinalvene (*Ca*) zum Ductus Cuvieri zu verbinden. Die Vereinigung dieser zum Sinus venosus sich verbindenden Stämme nimmt auch die Lebervenen (*L*) auf, zwei erweiterte Stämme (Acanthias), aus denen mancherlei Sinusbildungen hervorgehen (Lebervenensinus). Die in der Leber sich auflösende Pfortader ist häufig in zwei Äste getheilt. Communicationen mit anderen Gebieten gehören nicht zu den Seltenheiten, Verbindungen zwischen Lebervenen und Cardinalvenen (Rochen). Eine Subintestinalvene erhält sich bei manchen Selachiern in der Klappe des Spiraldarmes, geht aber bei den meisten verloren.

Fig. 279.



Schema der großen Venenstämme von Acanthias vulgaris. *Ca*, *Cp* Vena cardinalis anterior et posterior. *Cvs* Cardinalvenensinus. *P* Seitenvene. *S* Subclavia. *L* Lebervene. (Nach HOCHSTETTER.)

Bei den Ganoiden erinnert noch Manches an die Selachier, wie die nur wenig asymmetrischen hinteren Cardinalvenen, welche bei den Knochenfischen die ursprüngliche Symmetrie fast allgemein aufgegeben haben. In der Nähe des Magens bestehen noch am meisten die primitiven Einrichtungen im Darm: der Sinus venosus mit dem Ductus Cuvieri, welcher die Vereinigung der Vena cardinalis anterior und posterior bildet. Im Nierenpfortadersystem walten bedeutendere Differenzen, indem die Caudalvene bald in die rechte, bald in die linke Cardinalvene fortgesetzt ist. Die von den Fischen in so vielen Theilen der Organisation abweichenden Dipnoi sind auch im Venensystem nur zum Theil an die Fische anknüpfbar, zum anderen Theil erscheinen Weiterbildungen, aus denen höhere Zustände hervorgehen. Diese herrschen von den Amphibien an und sind von da bei Sauropsiden und Säugethieren in zusammenhängenden Stadien weiter zu verfolgen, für welche große, zu besonderer Darstellung sich empfehlende Abtheilungen des Venensystems zur Entstehung gelangt sind.

Von den Amphibien nehmen wir die *Urodelen* (Salamandra) zum Ausgang. Die Caudalvene (Fig. 281 *Vc*) verläuft zum seitlichen Rande der Niere, wo sie aus Verzweigungen sich fortsetzt und von der hinteren Extremität die Vena iliaca (*J*) aufnimmt, ebenso Verbindungen (*AW*) mit der Abdominalvene eingeht. Wie aus

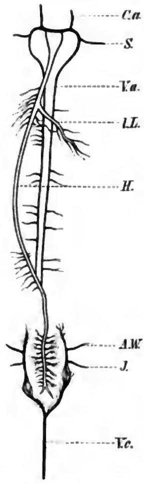
diesen Venen in verschiedener Weise zuführende Nierenvenen abgehen, so sammeln sich andererseits abführende Nierenvenen in eine Vene, welche im Mesenterium ventral von der Aorta nach vorn zieht und, von der Leber Zweige aufnehmend (*lL*), sich zum Sinus venosus erstreckt. Das ist die *untere* resp. *hintere Hohlvene*, Vena cava inferior (*H*), für welche bei Fischen schon manche Andeutungen bestehen. Nun hat der Sinus venosus einen ihm bleibenden Zuwachs empfangen. Er nimmt

Fig. 280.



Venen eines Knochenfisches, **Perca fluviatilis**. Kiemen freigelegt und linke Hälfte der Leibeswand entfernt. *a*, *b* Herzkammer. *c* Bulbus arteriosus. *d* Vorhof mit dem Ductus Cuvieri. *e* Sinus, aus welchem die Vena card. anterior kommt. *f* Vena cardinalis posterior. (Großentheils nach CUVIER.)

Fig. 281.



Venensystem von **Salamandra maculosa**. *Ca* Cardinalis anterior. *S* Subclavia. *V.a* Vena azygos. *l.L* Hepatica sinistra. *H* Hintere Hohlvene. *A.W* Wurzel der Abdominalvene. *J* Iliaca. *V.c* Caudalis. (Nach HOCHSTETTER.)

außer den beiden Venae cardinales anteriores nnd posteriores die Subclavien und die hintere Hohlvene auf, nachdem die Pfortader das Blut auf indirectem Wege der letzteren zugehen ließ. Die Venae cardinales posteriores von der Rumpfwand Blut sammelnd stehen am Anfang in Verbindung mit der unteren Hohlvene, und dann auch mehr oder minder mit einer unpaaren Vene (*V. azygos* [*V.a*]). Ein besonderes Gebiet ist in der *V. abdominalis* vertreten, welche an der sogenannten Harnblase wurzelt und sich hier auch in Verbindungen mit anderen Venengebieten

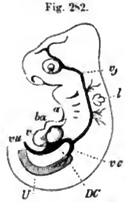
zeigt. An der hinteren Bauchwand auf einer Strecke paarig, tritt die Vene erst zum linken Ductus Cuvieri, allmählich aber in Beziehungen zur Pfortader, in deren Gebiet sie verbleibt. Eine *paarige Anlage* der V. abdominalis mit Mündung in den jederseitigen Ductus Cuvieri ist für Anuren (Bombinator, GOETTE) nachgewiesen. Wir sehen darin die Erhaltung eines alten Zustandes, der auch für höhere Abtheilungen Werth besitzt, besonders in Anbetracht des Gewichts, das gerade diesen Anuren zuerkannt wird.

Bei den Amphibien sind die Befunde vorgebildet, welche bei den Amnioten zur Herrschaft gelangen und hier in mannigfachen Umwandlungen für die einzelnen Abtheilungen charakteristisch werden. Nach den Beziehungen zum Herzen oder, so lange er sich forterhält, zum gemeinsamen Sinus venosus, unterscheiden wir das gesammte Venensystem in *zwei große Gebiete*, das der *unteren Hohlvene*, welches auch nach der Mündung als unpaares bezeichnet werden könnte, wenn nicht paarige Venen zu seiner Zusammensetzung beitrügen, und das der *Cuvier-schen Gänge*, ursprünglich in den Mündungen paarig, aber darin gleichfalls Veränderungen unterworfen. Beide Gebiete sind keineswegs von einander abgeschlossen, nicht einmal abgegrenzt, sie interferiren sich vielmehr in verschiedener Art und könnten auch als *oberes* und *unteres* bezeichnet werden, wenn nicht das Gleiche auch in den Mündungen Ausdruck fände.

A. Gebiet der vorderen Venen.

Das *Gebiet des Ductus Cuvieri* empfängt seine bedeutendsten Veränderungen durch die Entfernung des Herzens vom Kopfe, indem damit die vorderen Cardinalvenen ihre morphologische Bedeutung verlieren. Diese wird übernommen von den *Venae jugulares*, zum großen Theile Neubildungen, vielleicht auch an ihrem vorderen Theile mit Zufuhrbahnen der vorderen Cardinalvenen in Verbindung. Diese Jugularvenen (Fig. 280 *vj*) persistiren von da an bei allen Wirbelthieren, während die hinteren Cardinalven (Fig. 280 *vc*) nur während der ersten Embryonalperioden in einem mit niederen Wirbelthieren übereinstimmenden Verhalten vorkommen. Sie sind die Venen der Urnieren (Fig. 282 *U*). Ihr vorderer Abschnitt obliterirt, und ihr hinterer stellt, Venen anderer Gebiete aufnehmend, Venae renales advehentes vor. Schon vor dem Schwinden des in die Cuvier'schen Gänge einmündenden Theils der Cardinalvenen entstehen bei den *Reptilien* vier andere Stämme, welche vorzüglich Intercostalvenen aufnehmen, als *Venae vertebrales* bezeichnet. Die vorderen und hinteren jeder Seite vereinigen sich und münden in die Jugularvene ihrer Seite ein. Die Verbindung mit der linken Jugularvene schwindet später, worauf die linken Vertebralvenen unter Entwicklung von Queranastomosen mit den rechten sich vereinigen und wie diese in die rechte Jugularvene einmünden.

Fig. 282.



Vorderer Abschnitt des Venensystems eines Schlangen-Embryo. *v* Herzkammer. *ba* Bulbus arteriosus. *a* Vorhof. *DC* Ductus Cuvieri. *vc* Cardinalvene. *vj* Jugularvene. *vu* Umbilicalvene. *U* Urniere. *l* Labyrinthanlage. (Nach H. RATHKE.)

Mit dem Aufhören der Verbindung der Cardinalvenen mit den CUVIER'schen Gängen erscheinen diese als Fortsetzungen der *Jugularvenen*, die von den Vordergliedmaßen kommenden Subclavien aufnehmend und als *obere Hohlvenen* bezeichnet. Die aus den Körperwandungen das Blut sammelnden Vertebralvenen sind nur während des Embryonalzustandes in größerer Ausdehnung vorhanden und erleiden meist eine bedeutende Rückbildung. Auch ihre ursprünglich paarige Anordnung wird aufgegeben (Schlangen), und der größte Theil ihres Gebietes ordnet sich der *Vena cava inferior* unter.

Ähnliche Einrichtungen treffen wir bei den *Vögeln*. Ein Paar Jugularvenen, häufig in ungleicher Ausbildung, bildet die *Hauptstämme für das aus den vorderen Körpertheilen rückkehrende Blut*. An der Schädelbasis sind sie meist durch einen Querstamm mit einander verbunden, der gleichfalls vom Kopfe wie von der Halswirbelsäule Venen eintreten lässt. Mit der Rückbildung der linken Jugularvene bildet dieser Querstamm die Bahn für die Überleitung des Blutes in die rechte. Die Vertebralvenen sind dabei zu unansehnlichen Gefäßen geworden. Die Jugularvenen vereinigen sich mit den in die Subclavien zusammentretenden Venen der Vorderextremität, und die beiden dadurch entstehenden Stämme erscheinen wieder als *obere Hohlvenen*. Indem diese noch hintere Vertebralvenen aufnehmen, giebt sich ein Abschnitt von ihnen als aus den Ductus Cuvieri hervorgegangen zu erkennen. Diese Hohlvenen münden jedoch getrennt in den rechten Vorhof ein, da der noch bei den Reptilien vorhandene Sinus einen Theil des Vorhofes bildet. Was die Vertebralvenen betrifft, so nehmen dieselben bei den Vögeln ihren Verlauf in einem von den Rippen umschlossenen Canal, so dass sie sich dadurch schon als von den Cardinalvenen verschiedene Gefäße darstellen.

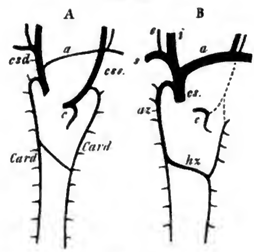
Der erste Zustand des Venenapparates der *Säugethiere* stimmt mit jenem der niederen Wirbelthiere überein. Zwei Jugularvenen nehmen Cardinalvenen auf, und die jederseits gebildeten gemeinsamen Stämme treten in einen Venensinus, der sich mit dem Vorhofe verbindet und später in den rechten Vorhof aufgenommen wird. In letzteren münden alsdann zwei discrete Venenstämme, von denen jeder in einen vorderen stärkeren und hinteren schwächeren Stamm sich fortsetzt. In den vorderen senken sich mit der Bildung der Vorderextremitäten die Venae subclaviae (*s*) ein, und die beiden aus dieser Verbindung gebildeten Venenstämme werden wieder als *obere Hohlvenen* (Venae cavae sup.) unterschieden.

Das Gebiet der Cardinalvenen wird mit der Entwicklung der unteren Hohlvenen allmählich beschränkt, indem ein Theil des durch die Cardinalvenen gesammelten Blutes der unteren Hohlvene zugeleitet wird. Dabei erleiden die Cardinalvenen selbst eine Rückbildung durch Übergang eines Theiles ihrer Wurzeln in neue Längsvenenstämme, die wie bei den Reptilien die *Vertebralvenen* vorstellen und in das in den CUVIER'schen Gang mündende Ende der Cardinalvenen fortgesetzt sind. Durch die Minderung ihres Gebietes erscheinen diese Vertebralvenen (Fig. 281 *v*) wie Zweige der aus den CUVIER'schen Gängen und den Jugularvenen entstandenen Stämme, eben der *oberen Hohlvenen*. Diese bestehen bei Monotremen, Beutelthieren, vielen Nagern und Insectenfressern fort. Die

Entwicklung von Queranastomosen zwischen den beiden bringt allmählich eine mächtigere Verbindung zwischen beiden hervor, so dass die linke obere Hohlvene in die rechte einmündet, wobei der linke Stamm Rückbildung erfährt (Nager und Ungulaten). Bei vollständiger Ausschaltung der linken oberen Hohlvene bleibt nur der vom linken Ductus Cuvieri dem Herzen angeschlossene, zwischen Kammer und Vorkammer befindliche Endabschnitt als Sinus der Kranzvene des Herzens (Fig. 283 *c*) fort. Eine halbringförmige Falte scheidet diesen Sinus auch beim Menschen von der eigentlichen Kranzvene, und die an seiner Mündung in die rechte Vorkammer befindliche *Valvula Thebesii* ist eine Zeit lang Klappe der linken oberen Hohlvene. Die rechte obere Hohlvene ist dann der *einzige vordere Hauptstamm* geworden (Cetaceen, Carnivoren, Primaten). Diese Überleitung der linken in die rechte obere Hohlvene gründet sich auf den *Vortheil des kürzeren Weges für die Blutbahn.* Durch den Verlauf der linken Vene und das Verhalten der linken Herzhälfte zur rechten ist der Weg länger als rechterseits (vergl. Fig. 284 *A*, *B*), und die Wirkung der Herzaction auf das zuströmende Venenblut bei der Vorkammerdiastole muss jene Folge haben.

Mit der Reduction des linken oberen Hohlvenenstammes erleiden auch die Cardinalvenen oder die aus ihrem Gebiete hervorgegangenen *Vertebralvenen* bedeutende Veränderungen. Während sie im ersten Falle jederseits in die bezügliche Hohlvene münden (*A*) und auch im zweiten, durch Ausbildung einer rechten Hohlvene gegebenen Falle von der linken Seite her selbständig in den rechten Vorhof treten (*B*), wird mit der Reduction der direct zum Herzen führenden Bahnstrecke eine *Verbindung mit der rechten Vertebralvene* eingeleitet. Die linke Vertebralvene setzt sich durch Queranastomosen mit der rechten in Zusammenhang, und diese wird nach Auflösung der Verbindung des oberen Endes mit der linken oberen Hohlvene zur *Vena hemiazygos*, während die rechte in ihrem früheren Verhalten wenigstens der Lage nach fortdauernd zur *Vena azygos* wird (Fig. 283). Auch hier ist die Änderung wieder an den kürzeren Weg geknüpft, wie eine Vergleichung von *A* und *B* (Fig. 283) lehren mag. Das ist auch beim Bestehen zweier oberer Hohlvenen der Fall, und es bleiben die beiden Vertebralvenen nicht immer unverändert, vielmehr überwiegt auch hier nicht selten der eine Stamm über den anderen, der bis zum Verschwinden reducirt sein kann. Dann entsteht eine von beiden Seiten her Intercostalvenen aufnehmende *Vena azygos*, welche bald in den linken, bald

Fig. 283.



Veränderungen im Gebiete der oberen Hohlvene. *A* Beginn der Verbindung. *B* Vollzug der Vereinigung. *a* Anastomose. *c* Kranzvene. *az* Azygos. *hz* Hemiazygos. *e*, *i* Vena jugularis externa et interna. *s* Vena subclavia. *cs* Vena cava superior. *Card* Cardinalvene. *csd* Vena card. sup. dextra. *css* Vena card. sup. sinistra. (Schema.)

in den rechten oberen Hohlvenenstamm oder auch in die einzige obere Hohlvene einmündet, z. B. bei Carnivoren (Fig. 283 *B*, *az*).

Bei den meisten Säugethieren werden die Wurzeln der Jugularvenen aus zahlreichen, von äußeren und inneren Kopftheilen kommenden Venen gebildet, von welchen eine einen Theil des Blutes aus der Schädelhöhle durch das Foramen jugulare ableitet. Sie stellt nur ein untergeordnetes Gefäß dar, indem die Hauptausfuhr jenes Blutes durch einen zwischen Petrosum und Squamosum oder nur in letzterem gelagerten Canal (Canalis temporalis) stattfindet. Unter Erweiterung des Foramen jugulare wird in anderen Fällen die dort beginnende Vene stärker und gewinnt allmählich über die anderen aus dem Schädel tretenden Bahnen die Oberhand, wobei sie sich zu der bei den Primaten vorkommenden Vena jugularis interna gestaltet. Die übrigen Venen vereinigen sich allmählich zur Jugularis externa, welche bei den meisten Säugethieren die vorherrschende bleibt.

B. Gebiet der unteren (hinteren) Venen.

Für die *urodelen Amphibien* sind die bezüglichen Venen in Fig. 281 dargestellt. Aber die Anuren haben Änderungen erfahren, indem dieses System nicht mehr in der Vena caudalis, sondern in der Vene der Hintergliedmaße seine distalen Wurzeln hat. Die bei *Urodelen* der Caudalvene zugetheilte Vena iliaca erfährt bei *Anuren* eine Spaltung, wonach ein Ast zur *Vena abdominalis* (Fig. 284 *A*, *a*), ein anderer zur Niere gelangt (V. renalis advehens). Dieser nimmt auch eine Vene aus dem Becken (Vena hypogastrica) auf (*h*). Von der Niere sammelt sich aus den Venae renalis revehentes die Hauptvene dieses ganzen Gebietes, *Vena cava inferior* (*ci*). Man kann sagen, dass diese Vene dem Nierenpfortaderkreislauf vorsteht, da die Venae renalis advehentes differenten Gebieten entstammen. Die *Reptilien* besitzen noch die volle Einrichtung dieses Nierenkreislaufs, welcher bezüglich der zuführenden Venen der Caudalvene den Hauptantheil zuerkennt. Aber auch manche andere Verbindungen der V. advehentes sind festzustellen (Lacertilier). Die Renalis advehens ist auch sonst (Crocodile) keine einfache Fortsetzung der getheilten Caudalvene, sondern die Vena iliaca (Fig. 284 *B*, *i*) mündet ihr nahe, oder es treten auch Anastomosen mit der Pfortader in sie ein (Schlangen). Bei den Vögeln (Fig. 284 *C*) ist der Nierenpfortaderkreislauf nur zum Theil erhalten, indem die hier jederseits einer Advehens sich verbindende Cruralvene (*c*) direct an die Revehens sich anschließt. Damit hat zugleich die untere Hohlvene ihr Gebiet auch auf die Hintergliedmaße ausgedehnt, was auch im Verhalten der Advehens ausgesprochen ist. Der Nierenpfortaderkreislauf ist bei den Säugethieren nur in Spuren bei jungen Embryonen vorhanden und kommt keinesfalls zur Ausbildung, was mit der bedeutenden Metamorphose der Nierenorgane im Zusammenhang steht.

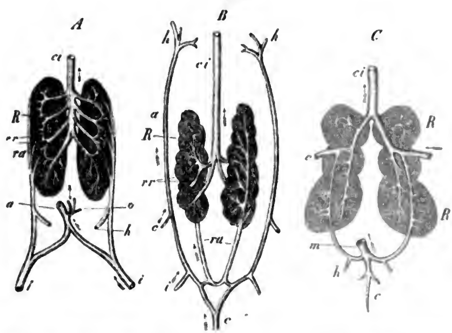
Ein zweites Theilgebiet der unteren Hohlvene stellt die *Pfortader* vor. Vom Enddarm aus nimmt sie bei *Reptilien* die Darmvenen in einheitlichem Stamme auf, der sich in der Leber vertheilt (Venae hep. advehentes). Die V. revehentes

(V. hepaticae) begeben sich zur unteren Hohlvene, bald in verschiedener Combination, bald in Anpassung an die gestreckte Leber in einer Reihe (Schlangen), welche Anordnung hier auch von den V. advehentes eingehalten wird. Auch direct zum Sinus venosus oder zu den Ductus Cuvieri kann jener Weg gehen (Schildkröten).

Ein sehr kurzer Stamm ist die *Pfortader* bei den *Vögeln*, deren gleichfalls nur kurze V. h. revehentes auch dicht neben der unteren Hohlvene ausmünden können. Die *Säugethiere* besitzen in der Pfortader keine in wichtigen Befunden von den niederen Abtheilungen abweichende Zustände, und auch die Lebervenen schließen sich dem an.

Zum Gebiete der unteren Hohlvene gehört auch die *V. abdominalis*, deren schon bei *Amphibien* gedacht ist. Ihre Wurzeln von der primitiven Allantois

Fig. 284.

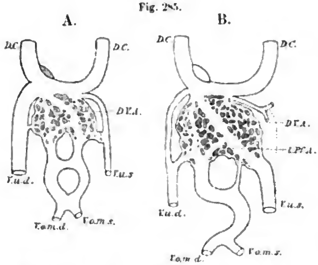


Hinterer Abschnitt des Venensystems. *A* Frosch, *B* Alligator, *C* Vogel. *R* Nieren. *c* (unpaarer Stamm) Caudalvene. *c* Vena cruralis. *i* Vena ischiadica. *v* Venae vesicales. *a* Vena abdominalis. *m* Vena coccygeomesenterica. *ra* Vena renalis advehens. *rr* Vena renalis revehens. *ci* Vena cava inferior. *h* in *A* und *C* Vena hypogastrica, in *B* Ende der Vena abdominalis in der Leber.

(der sog. Harnblase) sind von großer Wichtigkeit (Fig. 284 *A*, *v*), weil sie die spätere Geschichte der Vene beeinflussen. Mit anderen Venen bestehen hier Anastomosen. In Beziehungen zur Pfortader gelangt sie zur Leber. Differente Verhältnisse dieser Vene bestehen bei *Reptilien*, indem sie bald unpaar, bald paarig ist, wenn auch die ersten Wurzeln allgemein an der Beckenwand bestehen. Sie ist *unpaar* bei Lacertiliern, wenn auch einige andere Venen von der vorderen Bauchwand kommend sie begleiten und in Wurzeln der Pfortader münden, indess die V. abdominalis von der Bauchwand entfernt im ventralen Lebergekröse verlaufend in den linken Pfortaderast mündet. Die *paarige Abdominalvene* (Schildkröten und Crocodile) beginnt aus der Caudalvene, direct bei ersteren, mit einer Querverbindung bei letzteren (Fig. 284 *B*) und nimmt bei

beiden auch die Venen der hinteren Extremität auf. Auch eine Vena vertebralis posterior (Schildkröten) in der Leber ist die Endvertheilung, so dass in diesem Organe alles Venenblut der Bauchhöhle und der Hintergliedmaßen zusammentritt. Die Venae hepaticae (revehentes) in verschiedener Art verstärken die untere Hohlvene.

Fig. 285.

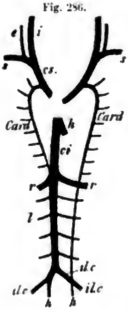


Veränderungen der zur Leber sich begebenden Venen. *D.V.A* Ductus venosus Arantii. (Schema.) *A* früherer, *B* späterer Zustand. (Nach Hochstetter.)

Eine Abdominalvene kommt auch den *Vögeln* zu (Fig. 284 *C, m*). Sie beginnt wieder mit der Caudalvene (V. coccygea), nimmt die Vv. hypogastricae auf und tritt mit dem Enddarm zum Mesenterium, ins Gebiet der Pfortader. Die alten Beziehungen zur Bauchwand sind damit verloren gegangen.

Während der Ontogenese vollzogene Veränderungen im Darmgebiet, so namentlich am Dottersack, lassen bei *Säugethieren* auch für die Venen größere Umwandlungen zu, aber es gehen dabei doch nicht die Anschlüsse an niedere Abtheilungen verloren. Wie die ursprünglich paarige *Vena omphalo-mesenterica* in eine unpaare Vene sich umwandelt (vergl. Fig. 284 *A, B*), die dem Pfortadergebiete zufällt, so geht aus der gleichfalls paarigen *Abdominalvene* die *Umbilicalvene* hervor, welcher für die Entwicklung der Säugethiere eine besondere Rolle zukommt, und die aus einer paarigen gleichfalls eine unpaare wird. Die Vena abdominalis ist ein *Vorläufer der Nabelvene*, nicht ein Rudiment derselben. Sie hat bei Amphibien und Lacertiliern bereits ihr wichtigstes Ursprungsgebiet an der Allantois, und wenn in den Mündungen der Abdominalvene manche Variation vorkommt, so ist das nicht anders als im gesammten Venenapparat, und in der Hauptsache bleibt in der unteren Hohlvene dem Blute der Rückweg zum Herzen.

Fig. 286.



Körpervenenstämme mit Beziehung der unteren Hohlvene zu den Cardinalvenen und der in sie übergegangenen Vertebralvenen, welch letztere nicht näher angegeben sind.

Die untere Hohlvene ist von dem Verhalten der hinteren Cardinalvene beeinflusst, indem die Verbindung der letzteren mit der ersteren das Pfortadersystem der Niere unmöglich macht, aber auch die Entstehung einer *doppelten unteren Hohlvene* veranlasst. Eine solche kommt bei manchen Säugethieren als Regel vor (Monotremen, manche Edentaten, Phoca, Phocaena u. A.) und betrifft vorzüglich eine durch die nicht verbundenen Venae iliacae dargestellte Strecke, welche eine verschiedene Länge besitzen kann. Auch Anastomosen der

getrennten Stämme können bei der Verbindung betheiligt sein. Die Cardinalvenen bilden aber mit ihren aus Vertebralvenen entstandenen Endstrecken für die Verlängerung des unteren Hohlvenenstammes jenseits der Nieren die Vorbereitung, indem die *rechte Cardinalvene* den neuen Weg vorbereitet, während das Ende ins Becken verläuft (Fig. 286 *h*), zu einem Theile der V. iliaca interna werdend. Anastomosen über die Wirbelsäule führen das Blut der unteren Hohlvene zu, welche auch die V. renalis (*r*) aufnimmt und mit den Venae iliacae communes beginnt. Auch die Caudalvene tritt in sie ein, wo eine solche besteht. Die Übertragung des beiderseitigen Endgebietes der V. cardinales auf die untere Hohlvene entspricht wieder einer *Verkürzung des Weges* für das Blut, welchem in dem Stamme der Cardinalvenen eine viel längere Strecke zum Herzen zukäme. Die Abbildung bringt das zu vollkommenem Ausdruck.

In der *Anordnung des Venensystems* ergiebt sich neben der Selbständigkeit eine große Mannigfaltigkeit, die bedeutender ist als bei den Arterien. Diese sind viel conservativer als die Venen, bei denen großer Wechsel besteht. Jede Änderung in den Organen ist mit Umgestaltungen der venösen Wege verknüpft, und in den Anastomosen und Geflechten besteht die Bereitschaft zur Neubildung größerer Venen. Diese Erscheinungen stehen im nahen Zusammenhange mit der Structur der Venenwand, über welche bereits Eingangs berichtet ist. Der Zustand der Wandung gestattet umfänglichere sowie raschere Anpassungen an das, was von der Umgebung durch vermehrte oder verminderte Zu- oder Abfuhr von Blut verlangt wird. Durch solche Einrichtungen wird compensirt, was dem centripetal sich bewegenden Blute durch die viel engeren capillaren Wege an dem vom Herzen ausgehenden Einflusse auf die Richtung des Weges entzogen ist und erst für die größeren Stämme in der Saugkraft des Vorhofs einigermaßen zur Wirkung gelangt.

Außer den Monographien über das Gefäßsystem s. H. Rathke, Bau und Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Königsberg 1838. F. Hochstetter, Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morph. Jahrb. Bd. XIII. — Zur Entwicklungsgesch. des Venensystems der Amnioten. 1. Morph. Jahrb. Bd. XIII. 2. Morph. Jahrb. Bd. XIX. — Entwicklung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Morph. Jahrb. Bd. XVII. — Über die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren. Anat. Anzeiger 1887. — Zur Morphologie der V. cava inferior. Anat. Anzeiger 1888.

Wundernetze.

§ 353.

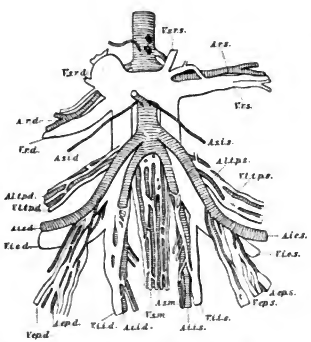
Arterien und Venen bedürfen noch einer besonderen Berücksichtigung, indem an beiden, außer dem bisher Verhandelten, noch eine eigene Erscheinung auftritt.

Die Vertheilung der Blutgefäße im Körper geschieht in der Regel unter allmählicher Verästelung der einzelnen Stämme, bis dann aus den feinsten Verzweigungen der Arterien und Venen das System der *Capillaren* hervorgeht, beiderlei Blutgefäße mit einander verbindend. Abgesehen von manchen eigenthümlichen Einrichtungen besonderer Organe herrscht im Blutgefäßapparat mancher Körpertheile bezüglich der Vertheilung der Gefäße eine vom Gewöhnlichen abweichende

Weise. Eine Vene oder Arterie theilt sich nämlich nicht successive, sondern *plötzlich* in eine Anzahl feiner Äste, welche mit oder ohne Anastomosen sich entweder in das Capillarsystem verlieren oder bald wieder in einen Stamm sich sammeln. Eine solche Gefäßvertheilung bezeichnet man seit Langem als *Wundernetz* (*Rete mirabile*). Ihre Bedeutung liegt offenbar in einer Verlangsamung des Blutstroms und Vergrößerung der Wandoberfläche der Gefäßbahn, woraus eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse der ernährenden Flüssigkeit resultiren muss. Geht aus einer solchen Auflösung eines Gefäßes wieder ein Gefäßstamm auf die gleiche Weise hervor, so nennt man das Wundernetz *bipolar* oder *amphicentrisch*, bleibt das Gefäßnetz aufgelöst, so wird die Bildung als *diffuses*, *unipolares* oder *monocentrisches* Wundernetz bezeichnet. Bald sind nur Arterien oder nur Venen (*Rete mirabile simplex*), bald beiderlei Gefäße unter einander gemischt (Rete mirabile geminum seu conjugatum) an dieser Bildung betheiligt.

Solche Wundernetze finden sich als arterielle in der *Pseudobranchie*, in der *Chorioides* des Auges der Fische, wo man sie »*Choroidealdrüse*« benannt hat. Sie empfängt ihr Blut aus der Art. ophthalmica major und giebt es an die Arterien der Aderhaut ab; sehr mannigfach sind sie an der *Schwimmblase*, in amphicentrischer Anordnung und keineswegs streng an den Abtheilungen vertheilt. Von Perca sind sie in Fig. 280 sichtbar. Bei Vögeln und Säugethieren kommen Wundernetze im Bereiche der *Carotiden* und ihrer Zweige nicht selten vor, theils in der Schädelhöhle, theils in der Orbita oder in der Nasenhöhle verbreitet (Schweine).

Fig. 287.



Doppelte untere Hohlvene von Dasypus setosus mit Wundernetzen an den Venen des Beckens und den Arterien. Alle Blutgefäße sind bezeichnet, so dass sie verständlich sind. (Nach HOCHSTETTER.)

Die Cerebralarterien können aus einem Wundernetze kommen, welches in einem anderen größeren Wundernetze, aus verschiedenen Arterien stammend, seine Wurzeln hat (Katze). Die Auflösung der Carotiden in ein Rete mirabile (Artiodactyla) erinnert an Arterienbefunde bei Fischen. Die ganze Kopfregion ist in ihrer Genese bei Fischen different von der hinteren Gegend. (S. Bd. I.)

Außer der Schwimmblase sind auch andere Eingeweide bei Fischen mit Wundernetzen ausgestattet; so bei manchen Haien. Ein sehr mächtiges Wundernetz ist an der Pfortader der Thunfische bekannt (JOH. MÜLLER). Auch den Säugethieren fehlen sie nicht an dem Gebiete der Mesenterialgefäße, bald an Arterien, bald an Venen. Auch die Gefäße des Pfortaderkreislaufs können von dem Gesichtspunkte der Wundernetzbildung betrachtet werden, indem Venen wieder in Venen übergehen. Das gilt für die Niere wie für die Leber, und an der ersteren nehmen auch die Arterien eine Stelle hier ein, da sie, in den Glomerulus sich auflösend, wieder Arterien zur Vertheilung an die Harncanälchen hervorgehen lassen. Jeder Glomerulus

besteht also aus einem arteriellen Wundernetze. Damit *treten die Wundernetze in den Bereich normaler Einrichtungen.*

An den Gliedmaßen sind Wundernetze bei *Vögeln* an den tiefen Armvenen bekannt. Sie umspannen die Art. cubitalis und radialis dergestalt, dass die Arterie wie in eine einzige große, nur hier und da unterbrochene Vene angeschlossen sich darstellt (Sarcorhamphus, Falco, Strix, Grus, Podiceps, Cygnus u. A.). Es ist hier die Geflechtbildung, welche als Ausgang der Einrichtung erscheint. Zahlreicher und mannigfaltiger sind die Wundernetzbildungen an den *Gliedmaßen der Säugethiere.* Die büschelförmige Vertheilung der Art. brachialis und Art. iliaca bei Monotremen, in anderer Art auch bei vielen Edentaten, die an Wundernetzen einen großen Reichthum besitzen, können vielleicht hier das Bestehen alter Zustände vermuthen lassen, deren Erhaltung uns ebenso unaufgeklärt ist, wie die Ursachen ihrer Entstehung. Für die *Venen* liegt uns diese Erscheinung näher als für die Arterien, da die Plexusbildung als ein *Übergang* besteht. So kann die eine oder die andere Vene bereits durch das Wundernetz in ihrem Stamme unterscheidbar sein (Fig. 287, V. iliaca int. dextra). Auch die Auflösung der *Caudalarterie* in ein Wundernetz (Edentaten) besteht, wie solche auch an Ästen derselben vorkommen. In dieser Hinsicht ist wohl auch die beim Menschen in der sogenannten »*Steißdrüse*« befindliche Wundernetzbildung von morphologischer Bedeutung (J. ARNOLD). — Wenn wir auch für die Wundernetze bis jetzt kaum über das von der bloßen Beschreibung Gewonnene hinaus gelangt sind, so bleiben doch die darin befindlichen Probleme beachtenswerth, trotz ihrer Ingnorirung durch die moderne Physiologie.

J. MÜLLER, Über die Bedeutung und Verbreitung der Wundernetze. Handbuch der Physiologie. 4. Aufl. S. 187 und dessen vergl. Anatomie der Myxinoiden. Dritte Forts. S. 99. J. HYRTL in den Wiener Denkschriften Bd. V, VI und XXII. Zahlreiche Beschreibungen von Wundernetzen und Gefäßgeflechten von Vögeln und Säugethieren. H. K. CORNING, Beiträge zur Kenntnis der Wundernetzbildungen in den Schwimmblasen der Teleostei. Morph. Jahrb. Bd. XIV.

Vom Lymphgefäfssystem.

§ 354.

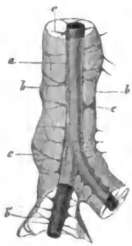
Wie bei vielen *Evertebraten* die ernährende Flüssigkeit des Körpers eine einheitliche ist, welche wir als *Blut* bezeichnen mögen, so bieten auch unter den *Vertebraten* die niedersten Formen in den *Acraniern* noch diese Einheit des ernährenden Fluidums dar. Die Blutflüssigkeit unterscheidet sich bei Amphioxus zwar sehr bedeutend schon an sich von jener der *Cranioten*, aber es kommt ihr zugleich die Vertretung der Lymphe zu, für welche noch keine Bahnen gesondert erscheinen. Diese beginnen erst bei den *Cranioten.* Die Entstehung der Lymphbahnen scheint mit weiteren Ausbildungen des Körpers verknüpft, da sie ontogenetisch relativ erst spät aufzutreten beginnt, nachdem das Blutgefäßsystem sowohl in seinem arteriellen als auch venösen Abschnitt differenzirt und in Thätigkeit ist. Daraus folgt aber nicht, dass das Lymphgefäßsystem den Blutgefäßen nachträglich zukam und, wie es scheinen will, eine spätere Zuthat sei, denn die Differenzirung der Blutbahnen setzt eine solche der Lymphbahnen desshalb voraus, weil die letzteren den Zusammenhang mit Venen besitzen, welcher

unmöglich als ein späterer Erwerb betrachtet werden kann. *Blut- und Lymphbahnen haben daher als* gleichzeitige Sonderungen *zu gelten*, wobei die ersteren sich vollkommener gestalten, wie ja auch unter ihnen eine nicht geringe Verschiedenheit herrscht, entsprechend der Verschiedenheit der functionellen Werthe für den Organismus, worin auch die Lymphbahn Abstufungen zeigt. Somit darf die zeitliche Differenz der Ontogenese hier nicht für die Phylogenese in Rechnung kommen.

Das Lymphgefäßsystem ist dem Blutgefäßsystem untergeordnet, indem es die auf dem capillaren Abschnitte des letzteren ausgetretene ernährende Flüssigkeit nach Durchtränkung der Gewebe als *Lymphe* wieder in den Blutstrom überführt. Es ist eine in den Geweben des Körpers, vorzüglich im Bindegewebe interstitiell entstehende Nebenbahn mit directer Ausmündung in die Blutbahn. Ihr Inhalt ist die Lymphe, die dem Blute entstammt. Eine besondere Bedeutung hat der am Darmcanal wurzelnde Abschnitt des Lymphgefäßsystems, der das durch den Verdauungsprocess aus dem Chymus bereitete Ernährungsmaterial als *Chylus* aufnimmt und der Blutbahn zuführt. Das morphologische Verhalten dieses Abschnittes erfährt durch den Inhalt keine wesentliche Veränderung.

Außer der Rückleitung von Lymphe und Chylus kommt dem Lymphgefäßsystem noch eine andere, seine anatomischen Verhältnisse complicirende Verrichtung zu. In seine Bahnen sind nämlich die Keimstätten der Formelemente der Lymphflüssigkeit, der Lymphzellen, eingebettet, die, dem Blute zugeführt, allmählich in die Formbestandtheile des letzteren sich umwandeln.

Fig. 288.



Ein Stück der Aorta einer Schildkröte (Chelydra) von einem Lymphraum umgeben. *a* Aorta. *b* äußere Wand des Lymphraumes, bei *b'* ist dieselbe entfernt, so dass das Blutgefäß frei liegt. *c* Trabekel.

Das Lymphgefäßsystem bietet in den unteren Abtheilungen der Wirbelthiere wenig Selbständigkeit dar, indem seine Bahn zum großen Theile aus weiten, andere Organe, vorzüglich *Arterien* umgebenden *Räumen* vorgestellt wird. Die bindegewebige Arterienscheide umschließt zugleich die Lymphbahn, wobei von deren Wand Gewebsbalken sich zu Arterien erstrecken (Fig. 288). Auch Venen können von weiten Lymphgefäßen umgeben sein, in ein Lymphgefäß eingeschlossen.

Außer den Blutgefäße begleitenden Lymphwegen finden sich schon in den unteren Abtheilungen solche mit selbständigerem Verlauf, wie in der Haut oder auch an Abschnitten des Darmes und anderen Eingeweiden. Sie sind die Producte einer *Differenzirung*, welche an weiteren Räumen vor sich ging. Das ist an den die Arterien begleitenden Lymphbahnen zu erkennen, wo unter Zunahme der Trabekel die Lymphräume bei weiterer Trennung enger sich darstellen und in ein Maschenwerk übergehen. Dann ist nur ein Schritt zur

Netzbildung, wenn die Lymphwege durch Vermehrung des Zwischengewebes aus einander gerathen. Von da ist es nicht weit zur Geflechtbildung, wobei die Differenzirung der Wand sich vervollkommnet, und nur der Verlauf des Geflechts in der arteriellen Umgebung drückt die Genese aus.

Die Lymphbahn bietet von den niederen zu den höheren Wirbelthieren im Allgemeinen eine allmähliche Differenzirung weiterer Räume zu einem distinct gebauten Canalsystem derart, dass die interstitielle Natur der Lymphwege mehr nur den peripherischen Abschnitten zukommt: aber es erhält sich doch allgemein noch eine aus niederen Zuständen ableitbare Einrichtung in der Bedeutung des Cöloms als eines Lymphraumes. Bei der bei manchen Fischen (Stör, Selachier) bestehenden Communication der Leibeshöhle mit der Pericardialhöhle wird auch diese hierher gerechnet werden müssen, ebenso wie die Pleuralhöhlen der Säugethiere, die nur Differenzirungen des gemeinsamen Cöloms sind.

Bei den Fischen erscheinen die Hauptstämme in Gestalt von *Lymphsinus*. Solcher finden sich meist zwei paarige vor, oder ein unpaarer unterhalb der Wirbelsäule. Der unpaare Stamm theilt sich nach vorn in zwei Äste. In diese Stämme sammeln sich theils kleinere Sinus, theils engere Canäle als Lymphgefäße. Die Verbindung mit dem Venensystem geschieht meist an zwei Stellen. Ein Lymphsinus am Kopfe mündet jederseits in die betreffende *Jugularvene*, und am Schwanze verbinden sich zwei, Seitengefäßstämme aufnehmende Sinus durch eine am letzten Schwanzwirbel zusammentretende Queranastomose mit der Caudalvene. Neben einem sehr entwickelten subcutanen Lymphraumsystem, welches besonders bei den ungeschwänzten Amphibien sich über einen großen Theil der Oberfläche verbreitet, bildet der subvertebrale Lymphraum der Amphibien einen gleich ansehnlichen Abschnitt. In ihn münden die Lymphgefäße des Darmes (Chylusgefäße) sowie der übrigen Eingeweide ein, wie auch von den Extremitäten her Verbindungen mit Lymphgefäßen bestehen.

Bei den Reptilien treten unter dem Fortbestehen mannigfacher, häufig auch subcutaner Lymphräume engere Beziehungen zu den Arterien auf, die Lymphgefäße bilden bald weite, die Arterien umgebende und von Balken durchzogene Räume (Fig. 288), bald stellen sie jene Blutbahnen begleitende Geflechte dar und lassen somit die oben schon dargestellten Sonderungen erkennen.

Der die Aorta umgebende Lymphraum theilt sich bei den Crocodilen und Schildkröten in zwei die Venen der Vorderextremitäten umgebende Stämme, in welche vom Kopfe und Halse sowie von den Extremitäten Lymphgefäße einmünden. Ähnlich verhalten sich die Lymphstämme der Vögel, bei denen der vor der Aorta verlaufende Hauptstamm (Ductus thoracicus), wie auch viele kleinere Gefäße eine größere Selbständigkeit erreicht haben. Die Einmündung der *Ductus thoracici* geschieht wie bei den Reptilien in die Venae brachiocephalicae. Eine zweite Verbindung findet sich am Anfang des Schwanzes mit den Venae ischiadicae oder den zuführenden Nierenvenen, worin Amphibien und Reptilien übereinstimmen. Somit bestehen hier mehrere Sammelpunkte für die Lymphe.

Bei den **Säugethieren** sind die Lymphgefäße hinsichtlich ihrer Wand noch bedeutender differenzirt, obgleich auch hier die Arterienscheide für Theile des Lymphstroms häufig die Bahnen abgrenzt. An manchen Localitäten bleibt dieses Verhalten an kleineren Arterien regelmäßig bewahrt (Oberfläche des Gehirns). Auf ihrem sonst meist die Blutgefäße begleitenden Verlaufe bestehen vielfache Anastomosen, weitmaschige Geflechte, und, wie jene der Vögel, sind sie durch Klappen ausgezeichnet. Sowohl die Lymphgefäße der hinteren Extremitäten als die Chylusgefäße vereinigen sich noch in der Bauchhöhle in einen selten paarigen Hauptstamm, dessen Anfang häufig eine bedeutende Erweiterung (*Cisterna chyli*) auszeichnet. Daraus setzt sich ein in den Anfang der linken Vena brachiocephalica einmündender *Ductus thoracicus* fort, und in dieselbe Vene münden beiderseitig die Stämme der Lymphgefäße vorderer Körpertheile.

In der Nähe der Einmündung in Venen zeigen die Lymphgefäßstämme meist beträchtliche Erweiterungen, deren Wand durch einen Muskelbeleg ausgezeichnet ist und *rhythmische Contractionen* ausführt. Man bezeichnet derartige contractile Einrichtungen als **Lymphherzen**. Es kommt an diesen Lymphe entleerenden Behältern nichts wesentlich Neues zum Vorschein, da die glatten Muskelelemente auch an anderen Lymphbahnen vorhanden sind. Hier ist es die Vermehrung jener Formelemente, welche auch die besondere Leistung bedingt. Die Lymphherzen sind am Caudalsinus von *Fischen* beobachtet (Fig. 289*a*), auch bei *Amphibien* und *Reptilien* (Schildkröten); bei ersteren sowohl an den vorderen als an den hinteren Einmündestellen vorhanden, indess bei urodelen Amphibien wie bei Reptilien nur hintere Lymphherzen nachgewiesen sind. Diese letzteren kommen unter den *Vögeln* nur noch den Ratiten (Strauß, Casuar) und einigen Schwimm- und Stelzvögeln zu, indess sie bei anderen ihren Muskelbeleg verloren und einfache blasenförmige Erweiterungen vorstellen. So weit die Ausbildung der Contractilität erfolgt ist, sind auch *Klappen* vorhanden. Bei den *Säugethieren* sind derartige Gebilde nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Fig. 289.



Caudalsinus *a*, *a*. Anastomosirender Querstamm *b*. Seitliche Lymphgefäße *c*, *c'* und Ursprung der Caudalvene *d*. Von Silurus glanis. (Nach HYRTL.)

Mit der Lymphflüssigkeit nehmen auch Formelemente ihren Weg, die **Lymphzellen** (*Leucocyten*), für deren Entstehung viele Stätten im Körper mit der Lymphbahn im Zusammenhang vorhanden sind. Vor Allem ist es *cytogenes Bindegewebe*, welches jenen Localitäten zu Grunde liegt. Eine Vermehrung der Lymphzellen erscheint zuerst zerstreut als »lymphoide Infiltration«, die bei Vermehrung ihrer Elemente räumlich abgegrenzte Bildungen hervorgehen lässt. Solche Zellproductionen sind schon bei *Fischen* vorhanden, an verschiedenen Örtlichkeiten erkannt (LEYDIG), begleiten sehr häufig Arterien und kommen mannigfaltig in der Schleimhaut des Darmes vor. In schärferer Abgrenzung heißen sie *Follikel*, Lymphknötchen.

Die Vereinigung einer größeren Anzahl solcher einzelnen Follikel stellt

größere Gebilde, die *Lymphdrüsen*, vor, gleichfalls in die Bahnen der Lymphe eingebettet und an den verschiedensten Körperstellen vorkommend. Bei *Fischen*, *Amphibien* und *Reptilien* werden eigentliche Lymphdrüsen noch vermisst, und nur beim Crocodil ist eine im Mesenterium gelagerte (Mesenterialdrüse) beobachtet. Auch den *Vögeln* scheinen sie nur in beschränkter Weise (am Halse) zuzukommen, und erst bei den *Säugethieren* treten sie allgemeiner auf, sowohl an dem chylusführenden Abschnitt des Lymphsystems im Mesenterium als auch im übrigen Körper verbreitet. Bei einigen Säugethieren (z. B. Phoca, Canis, Delphinus) sind die Mesenterialdrüsen zu einer einzigen Masse (Pancreas Aselli) vereinigt.

Wichtiger ist ihr Vorkommen längs der *Art. mesent. sup.*, deren Stamm sie am Gekröse des Mitteldarmes als ein bis zum Ende des letzteren reichendes, sehr langes Organ begleiten, von welchem proximal einzelne Partien abgelöst bestehen können (Wiederkäuer). Die Umgebung der *Art. ileococcalis* ist auch als Ausgangspunkt von Lymphdrüsen anzusehen, da bei *Echidna* jene Arterie von Lymphknötchen begleitet wird, welche ihr theils an-, theils auflagern. Diese Knötchen werden am Stamm der Mesenterien spärlicher, erhalten sich aber am längsten in der Nähe des Darmes an den Ästen der Arterie oder auch dem Darm selbst angelagert. *Dadurch erscheint der Darm selbst, und zwar das Ende des Mitteldarmes, mit dem ihm angefügten Blinddarm als die Ausgangsstelle der Lymphdrüsenbildung*, welche sich von da an in dem bei den Placentaliern erlangten Umfange verbreitet haben. *Es besteht eine Wanderung dieser Organe.* Die allgemeine Abnahme der Drüsen an den Gliedmaßen und ihr endliches Fehlen stimmt mit jenem Ausgange überein.

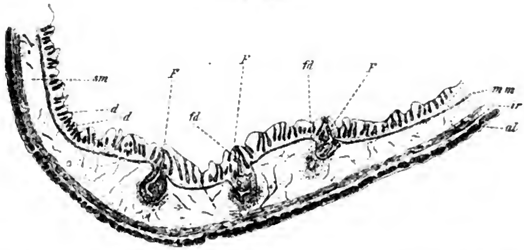
Weil die *Lymphzellen* indifferenter Natur sind, werden sie den Zellen des Bindegewebes gleichgestellt, in welchen sie entstehen. Für eine andere Auffassung ist zunächst beachtenswerth, dass es vorzüglich die *Schleimhaut des gesammten Darmcanals* ist, deren Lymphgefäße mit zellenerzeugenden Stellen in Verbindung sind, die dann kleine follikelartige Anschwellungen herstellen. Sie finden sich zerstreut oder in verschiedenen Combinationen gruppirt, und werden als »geschlossene Drüsenfollikel« bezeichnet. Am Anfange der Darmwand bilden Gruppen solcher Gebilde die bereits oben erwähnten *Tonsillen*, welche nichts mit den Gebilden des Mitteldarmes zu thun haben und daher von den andern scharf zu trennen sind. Diese an bestimmten Stellen des *Mitteldarmes* befindlichen Gebilde sind theils einzelne Follikel, theils, dichter bei einander stehend, die sogenannten *Agmina* oder »Peyerschen Drüsen«, die bereits bei Reptilien vorkommen, aber erst bei Säugethieren allgemeine Verbreitung besitzen.

Sie bestehen aus *gehäuften Follikeln* in verschiedener Anzahl und beginnen am Ende des Mitteldarmes, in verschiedener Ausdehnung die als Ileum unterschiedene Strecke auszeichnend. An der Mündung des Cöcums, welches dieselben Follikel mehr oder minder isolirt enthält, besteht bei *Echidna* die Fortsetzung eines Haufens ins Lumen des Cöcums.

Für die *Genese der Follikel* selbst ist der Nachweis des Einwachsens von Drüsen bei *Echidna* von hohem Werth. Ein von den übrigen Drüsen des Mitteldarmes nicht verschiedener Drüsenschlauch senkt sich in die Schleimhaut unter Bildung von Ausbuchtungen, von Lymphzellen umgeben, gegen welche die Drüsenabgrenzung allmählich

schwindet, wenn auch das Lumen des Schlauches sich länger erhält. An den Wucherungen des Schlauches ist aber sein Epithel ohne Grenze gegen die lymphoiden Elemente, und schließlich erscheint der Follikel mit Spuren der Drüse zumeist aus Lymphzellen zusammengesetzt (Fig. 290). *Die Follikel zeigen sich somit bei Echidna in hervorragender Weise in ihrem Aufbau an Drüsen geknüpft, worin ein primitiver Zustand zu sehen ist,* von welchem jener der placentalen *Säugethiere sich ableitet.* Die Lymphzellen erscheinen dadurch als Abkömmlinge des Entoderms (KLAATSCH). Dass die lymphoiden Elemente der Follikel ihre Bedeutung darin besitzen, dass sie in dieselben übertreten (STÖHR), ist mit jener Genese nicht unvereinbar, zumal wir eben die im Darm ihnen zukommende Rolle nicht kennen und auch nicht wissen, ob sie sämmtliche Leucocyten der Follikel betrifft.

Fig. 290.



Querschnitt des Darmes von Echidna setosa mit einem Peyer'schen Follikelhaufen. *F* Follikel. *fd* Follikeldrüsen. *al* äußere Längsmuskelschicht. *ir* innere Ringmuskelschicht. *sm* Submucosa. *mm* Muscularis mucosae. *d* Lieberkühn'sche Drüsen. (Nach KLAATSCH.)

Indem die Thatsache der ersten Entstehung der Follikel bei einem sehr niedrig stehenden Säugethiere sicher ist, kommt die bei Placentaliern beobachtete Genese nur *als ein secundärer Vorgang* in Betracht, wie solcher so vielfach bekannt ist. Der primitive Befund ging verloren, nicht durch Übertragung der Function des Entoderms auf ihm fremde Gewebe, sondern dadurch, dass diese letzteren in einer viel früheren ontogenetischen Periode ihren entodermalen Antheil erhalten haben. Eine Cänogenese kommt hier zur Erscheinung, wie sie die Ontogenese so vielfach durchsetzt.

In der Abstammung der Lymphzellen (Leucocyten) vom Entoderm liegt ein Anschluss an die am ersten Aufbau des Gefäßsystems stattfindenden Vorgänge, wobei die Einheitlichkeit der Beziehungen des Entoderms zum Darmsystem und dem ihm zugehörigen Gefäßsystem an den Tag tritt. Die für die Lymphdrüsen sich ergebenden Wanderungen liegen in derselben Erscheinungsreihe. Das am Anfang Empfangene bleibt dabei nicht nur erhalten, sondern lässt auch scheinbar Neues entstehen, indem von ihm direct die Grundlage, d. h. das das Organ bestimmende Gewebe durch Theilung der Zellen fortgesetzt wird.

Zugleich bietet sich hier ein Beispiel für die Entfaltung von Organen im Körper von einer bestimmten Örtlichkeit aus. Wie das Blutgefäßsystem vom

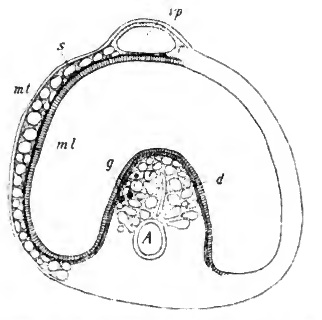
Herzen her seinen Weg durch alle Theile nimmt, nicht etwa nur in bildlichem Sinne, sondern in Realität, so sind auch die als »Drüsen« aufgefassten Organe des Lymphgefäßsystems von einer Stelle ausgegangen, und die Wanderung der Organe führte zu Wandlungen der Organisation. Ein Theil dieser Organe bleibt aber benachbart seiner Bildungsstätte, wie die Follikel des Darmes, welche in dem aggregirten Zustande (PEYER'scher Agmine) beim Verbleiben in der Schleimhaut doch innerhalb derselben Ortsveränderungen eingegangen sind.

A. MONRO, The Structure and physiologie of Fishes. Edinburgh 1785. Deutsch von SCHNEIDER 1787. FOHMANN, Saugadersystem der Wirbelthiere 1827. PANIZZA, Observ. anthropozootomico-fisiologiche. Pavia 1830. Derselbe. Sopra il systema linfatica dei rettili. Pavia 1833. JOH. MÜLLER, Arch. f. Anat. u. Phys. 1834. M. RUSCONI, Sopra il sistema linfatico dei rettili. Pavia 1845. STÖHR, Die Lymphknötchen des Darmes. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. H. KLAATSCH, Betheiligung von Drüsen am Aufbau der PEYER'schen Plaques. Morph. Jahrb. Bd. XIX.

Die Milz.

Aus dem Lymphgefäßsystem entspringt als ein erst allmählich zur Selbständigkeit gelangendes Organ die *Milz* (Splen, Lien), welche bei *Cyclostomen* noch nicht vorhanden ist. Aber ihr Anfang ist schon vorbereitet in reicher Lymphraumentwicklung in der Darmwand. Hier findet sich am Mitteldarm, bis an den Vorderdarm erstreckt, unter der Serosa (Fig. 291 *s*) eine Schicht cavernösen Gewebes, welches an der die Mesenterialarterie (*A*) bergenden, ins Darmlumen einspringenden Falte am bedeutendsten ist. Die Lacunen sind Lymphräume, welche den Darm umgeben, dessen eigenthümlich gebaute »Schleimhaut« sie unterhalb der Serosa enthält. Die *Gnathostomen* besitzen mit anderer Textur der Schleimhaut auch nicht mehr diese bedeutende Entwicklung des Lymphweges fast am ganzen Darm. Dagegen erscheint hier bei *Dipnoern* (Ceratodus) eine Localisirung lymphoider Organe in der Darmwand, sowohl am Vorderdarm als auch am Mitteldarm (AYERS), bei Protopterus ward das Organ in der Magenwand befindlich dargestellt, und fernerhin verlassen

Fig. 291.



Querschnitt des Mitteldarmes von Ammocoetes. *A* Arteria mesenterica. *d* ein Zweig derselben. *vp* Pfortader. *s* Serosa. *mt* cavernöses Gewebe. *ml* Muscularis des Darmepithels. *g* Nervenzellen. (Nach LANGERHANS.)

diese Gebilde die Darmwand, um nun als *Milz* bezeichnet zu werden, ein Lymphzellen erzeugendes Organ mit Complicationen durch Blutgefäße, die auch die dunkle Farbe bedingen.

Aus einer größeren Anzahl von Läppchen bestehend ward die Milz der *Selachier* beschrieben, bei anderen Fischen ist sie noch wenig genau bekannt. Dagegen kommt für *Amphibien* der wichtige Nachweis der Entstehung aus der Darmwand (Maurer) in Betracht, auch die Ausdehnung am Vorder- und Mitteldarm (Siren) als einheitliches Organ. Eine Zusammenziehung wird allgemein bei den übrigen Amphibien, wobei sie sich, ins dorsale Mesenterium eingeschlossen, mehr in der Nähe des Magens hält. In Vergleichung mit Siren ist bald das proximale Ende erhalten, und am distalen findet eine Reduction statt (Urodelen), bald ist es umgekehrt (Anuren), und in beiden Reihen entspringt aus der Lage ein differentes Verhalten zu den Blutgefäßen.

Die *Reptilien* besitzen die Milz in sehr verschiedenen Lagebeziehungen, bald mit einer Reduction an beiden Enden, wobei das Organ zugleich seine gestreckte Form behält (Hatteria), bald mit einer distalen Reduction unter mehr rundlicher Form (Lacertilier), bald, unter dem Anschlusse an die Anuren, mit proximaler Rückbildung, so dass die Milz dem Enddarm nahe liegt (Schildkröten). Bei den *Vögeln* von mehr platter Form, rundlich oder auch gestreckt, zeigt sie ihre Zugehörigkeit zum Vorderdarm durch ihre Lage zur Seite des Vormagens an, erinnert damit an Lacertilier.

Unter den *Säugethieren* ergiebt sich auch für die Milz mehr eine Abstammung von unterhalb der Reptilien stehenden Zuständen, indem sie bei Monotremen allen drei Abschnitten des Darmcanals zugehörig sich erweist, in dessen Mesenterium sich erstreckend (Echidna). Sie erscheint hier als ein von einem Mittelpunkte in drei Lappen ausgezogenes Organ, für welches oben in Fig. 144 eine schematische Darstellung sich findet. Ein Lappen steigt am Magen empor (*la*), unter welchem ein zweiter sich dem Mitteldarm zugehörig erweist (*lm*), während ein dritter dem Enddarm zugehörig herabsteigt (*lp*). Von diesen drei Abschnitten erhält sich nur der erste (*la*) und zweite (*lp*), während der dritte großentheils oder vollständig der Rückbildung verfällt. In der Gestalt sehr wechselvoll, in Anpassung an die Örtlichkeit bleibt die Lage dem Magen benachbart, in ihrem alten Namen die Form ausdrückend, häufig von »*Nebenmilzen*« begleitet, durch welche nicht Abtrennungen, sondern selbständige Bildungen vorgestellt sind.

In der *Function* der Milz erhält sich allgemein die aus der Abstammung ihr gewordene Bedeutung eines *Lymphorgans*, wie das auch in der feineren Structur sich bekundet. Lymphzellen erzeugende Stellen sind in ihr verbreitet, sie übergeben ihre Producte wahrscheinlich allgemein direct dem Blute.

Die in der Milz befindlichen Bildungsstätten des Formelements der Lymphe sind meist unregelmäßig verbreitet und gewinnen erst bei manchen Säugethieren wie auch beim Menschen eine bestimmtere Gestalt (*Malpighi'sche Körperchen*).

S. die histologischen Lehrbücher; dann: F. Maurer, Die erste Anlage der Milz und das erste Auftreten von lymphat. Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVI. H. Klaatsch, Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmcanal der Wirbelthiere. I. II. Morph. Jahrb. Bd. XVIII.

Von den Harn- und Geschlechtsorganen. (Urogenitalsystem.)

Von der Leibeshöhle (Cölom).

§ 355.

Bei verschiedenen Anlässen musste der *Leibeshöhle* Erwähnung geschehen. Für die Excretionsorgane und das Genitalsystem stellt sie sich in besondere Betrachtung, da die Producte jener Organe hier ihre Bildungsstätte finden. Es stellt sich aber dabei ein sehr verschiedenes Verhalten zu jenen Organen heraus, und es gründet sich darauf das Bestehen *differenter Räumlichkeiten* im Organismus, welche als *Leibeshöhle* zu unterscheiden sind. Während bei den *Cölenteraten* im Gegensatz zu der Darmhöhle noch *keine Leibeshöhle* besteht, da alle Hohlraumbildungen im Körper Fortsetzungen der Darmhöhle sind, aus solchen hervorgehend, so kommt es erst bei den *Bilaterien* zu jenem Gegensatze, welchen die vom Entoderm gebildete Cavität als *Darmhöhle* zu einem außerhalb davon befindlichen und nicht damit in directem Zusammenhang stehenden Raum, der *Leibeshöhle*, ausdrückt. Indem wir im ersten ontogenetischen Verhalten, wie es im sogenannten *Blastocöl* besteht, seine mannigfachen Zustände bei Seite lassen, kommt für uns zunächst nur die Unterscheidung eines *primären* und eines *secundären Zustandes* in Betracht, in welchem wir das Cölom im Allgemeinen antreffen. Den primären Zustand kennzeichnet entweder das gänzliche Fehlen einer Leibeshöhle oder das Auftreten einer solchen ohne alle Betheiligung anderer Organe.

Es bildet das Protocöl, während man den anderen als Deuterocöl bezeichnet (ZIEGLER). Die *Plattwürmer* bilden Repräsentanten der Protocölier, und viele andere kleinere Abtheilungen reihen sich hierher, indem ihre Leibeshöhle als eine Stufe des Protocöls im *Schizocöl* sich darstellt. Ein solches Schizocöl kann aber auch bedeutend sich erweitern, so dass es unter Umständen eine ansehnliche Leibeshöhle darstellt, wie z. B. bei *Rotatorien*. Es ist nur das Maß der primären Veränderungen, welches sich in scheinbare Gegensätze begab, ohne das Wesen zu ändern. So können *Nematoden* und *Gordiaceen*, ohne dem Schizocöl nennenswerthe Ausdehnung zu gestatten, sich doch innerhalb der primitiven

Schranken halten und mit allen Zuthaten anderer Organe, wie der alten Excretionsorgane und der Gonaden, diese doch nur neben dem Schizocöl erscheinen lassen. Es empfängt keine wesentliche Veränderung durch sie.

Das *Protocöl*, als der Anfang jeder Cölombildung, hat seinen Sitz im Bindegewebe, sagen wir im Mesoderm, von welchem es eine Differenzirung bildet. Wo ein Blutgefäßsystem existirt, werden dessen Räume vom Protocöl geliefert, und das schizocöle Verhalten lässt die ersten Canalgebilde entstehen. Es ist darin ein mehr passives Verhalten ausgedrückt, wie denn auch die differente Weite der Räume von der Menge ihres Inhalts und nicht von einer besonderen Thätigkeit des begrenzenden Gewebes abhängt.

Das Deuterocöl beginnt mit dem Ende der Indifferenz des Protocöls, wobei neue Einrichtungen sich mit dem Cölom verbinden. Sie sind bei den *Anneliden*, wo wir das Deuterocöl zuerst betrachten, am klarsten, denn im gesammten Körper wiederholen sich je einen Theil der gesammten Leibeshöhle abgrenzende Scheidewände und in die Räume mit Wimpertrichtern beginnende Excretionsorgane, *Nephridien*, deren Canäle andererseits nach außen münden. Diese Excretionsorgane bestehen schon bei vorhandenem Protocöl, aber sie entbehren hier noch der Beziehungen zum Cölom überhaupt und sind erst durch den Zusammenhang für die Cölombildung von Bedeutung, *die Cölomwand erhält durch sie höheren Werth, indem ihre Zellen in secretorischer Art in Function gelangen.* Eine Veränderung erfährt das Cölom bei den *Hirudineen* sowohl an sich als auch durch das Verhalten der excretorischen Organe, auch durch die Geschlechtsstoffe (Gonaden), welche bei Anneliden durch die Cölomwand repräsentirt sind. Die Cölomverhältnisse sind einander bei Hirudineen und Anneliden nicht fremd und können auf einander bezogen werden, so dass die Zusammengehörigkeit der Cölombildung keineswegs aufgehoben ist.

Ein *Deuterocöl* giebt sich auch noch bei manchen *Gephyreen* zu erkennen (Echinoiden), wobei eine Verminderung der Nephridien auf wenige Paare und auch sonst noch manches Neue von einem primitiven Zustand, wie ihn die Anneliden behielten, Entferntere hervortritt. Für die *Sipunculiden* scheint die Metamerie verloren gegangen zu sein, aber das Verhalten der vorhandenen Nephridien zu der bedeutend entfalteten Leibeshöhle lässt auch in diesen Formen noch das Walten eines Deuterocöls erkennen. In vielen kleinen hier zu übergehenden Gruppen, wie auch in großen Abtheilungen, von denen wir einen Theil, die *Bryozoen* und die *Brachiopoden*, nennen, ergiebt sich theils aus dem anatomischen Verhalten, theils auch durch ontogenetische Vorgänge eine mehr oder minder weite Entfernung vom Protocöl, vielmehr erleidet diese durch mancherlei Organe große Complicationen, so dass auch hier ein Deuterocölom sich als in hohem Grade wahrscheinlich macht. Der Wechsel mancher Meinungen und die Differenzen der Begründungsversuche sind einer klaren Auffassung der Entstehung eines secundären Cöloms nicht sehr günstig.

Für die *Arthropoden* ist die primäre Leibeshöhle im Dienste des Blutgefäßsystems und erscheint dabei einheitlich, im Gegensatz zu den dazu kommenden

Ursegmenten des Körpers, die ihren Hohlraum mit der primitiven Leibeshöhle mehr oder weniger verschmelzen lassen. Jedenfalls liegen in den Ursegmenten different entstandene Gebilde vor, die sich am weiteren Aufbau des Körpers betheiligen und auch für die andeutungsweise sich darstellende zweite Leibeshöhlenbildung (Deuterocöl) in Betracht zu kommen haben. Man spricht daher von einer gemischten Entstehung des Cöloms, wobei in den Ursegmenten der Crustaceen, auch in Bezug auf ihre Betheiligung am Cölom, eine geringere Ausbildung besteht als bei Arachniden, Myriapoden und Insecten. Vielleicht darf daraus auf den primitiven Zustand der Crustaceen geschlossen werden, wie er auch in den Organen der Athmung zu erkennen ist. Die Ursegmente entsprechen daher einer von den Tracheaten erworbenen Anpassung.

Das *Fehlen von Nephridien* verhindert die directe Vergleichung der Cölombildung der Arthropoden mit den Befunden der Anneliden und Anderer, wo ein Deuterocöl klar ausgedrückt ist. *Um so wichtiger ist das Vorkommen von Spuren jener Organe.* Wir finden sie bei Crustaceen als 1—2 Paar, allerdings von der Leibeshöhle abgeschlossener Bläschen (Antennendrüse und Schalendrüse), welche mit Nephridien verglichen werden dürfen. Auch Manches in der Organisation von *Peripatus* gehört hierher. Somit sind nicht alle Spuren verloren, welche die Verknüpfung mit Ringelwürmern ausdrücken, und wir dürfen den Werth dieser Thatsache auch für das Cölom in Anspruch nehmen, den *Ausgang von einem* Deuterocöl. Wie dieses zu jenen Spuren gedrängt ward, führt uns nur zu Vermuthungen, und es fehlt nicht an Differenzirungen im Gebiete vieler Organsysteme, welche hier als Factoren angeführt werden dürften.

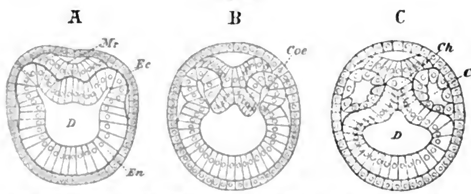
Eine secundäre Leibeshöhle besteht bekanntlich bei allen *Mollusken*, deren primärer Leibesraum, dem Blutgefäßsystem angehörig, ein Schizocöl ist. Das *Deuterocöl* hat immer Beziehungen zum Herzen, welches von ihm mit einem *Pericardialraum* umgeben wird. Je nach dem Verhalten des ganzen Organismus ist das Herz in symmetrischer Lage, wie bei den *Lamellibranchiaten*, einheitlich oder getheilt, indess stets mit zwei Vorhöfen versehen, durch welche das Blut dem Herzen zukommt, aus welchem es wieder im Körper vertheilt wird. Die vom Pericardialsinus ausgehenden Differenzirungen sind dem Verhalten des Herzens angepasst, sie bleiben mit diesem symmetrisch oder gehen mit diesem des symmetrischen Verhaltens verlustig, wie es bei den *Gasteropoden* mehr oder minder der Fall ist. Durch drüsige Entfaltung der Wand des im Pericardialsinus gegebenen Deuterocöls erfolgen vielerlei Umgestaltungen in den einzelnen Molluskenabtheilungen, es gehen daraus Drüsenorgane, vor Allem solche excretorischer Art hervor, Nierengebilde, wie sie mit den Canälen der Nephridien in Zusammenhang stehen. Während die primäre Leibeshöhle vom Herzen aus Blut empfängt, nehmen der Pericardialsinus oder die daraus hervorgegangenen Räume als secundäre Leibeshöhle (Deuterocöl) gleichfalls Theil an der Communication mit den Bluträumen der primären an bestimmten, im Ganzen beschränkten Localitäten, und mit dem *Deuterocöl* steht vermittels der im Ganzen das Nierenorgan vorstellenden Bildung ein *nach außen führender Canal* in Zusammenhang.

Dieser vermittelt sowohl die Excretion als auch die Zumischung von Wasser zum Blute und giebt dadurch der *doppelten Cölombildung* für die im Wasser lebenden Organismen eine besondere Bedeutung.

Diese sehr verschiedenartig in den einzelnen Abtheilungen der *Mollusken* durchgeführte Einrichtung leitet sich von den einfacheren Zuständen bei *Anneliden* ab, bei welchen die als Schleifencanäle erscheinenden Nephridien einerseits nach außen führen, während ihr Canal andererseits mit dem Nephrostom in das *Deuterocöl* leitet, wobei das *Protocöl* auch selbständig, d. h. ohne directen Zusammenhang mit ersterem sich erhalten kann. Am einfachsten lässt sich die ganze Einrichtung bei manchen Gasteropoden überblicken, deren einfache Herzkammer eine Vorkammer aufnimmt, in welcher das aus dem Körper rückkehrende Blut sich sammelt, um von der Kammer im *primären Cölom* wieder vertheilt zu werden. Das Herz ist umgeben von einem Pericardialsinus, einem Theil des primären Cöloms, welches in ihn mündet mit wimpernder Öffnung, dem Nephrostom als Cölomgebilde angehörig, während die *Niere* mit einer anderen Öffnung nach außen führt. Ihr Raum ist das *Deuterocöl*. Es kann an Ausdehnung mit dem *Protocöl* wetteifern, und dann ergeben sich jene großen Complicationen, die vorhin angedeutet sind. Man kann sagen, sie gehen alle von der Niere aus, je nachdem ihre äußere oder innere Wand sich an der Production von excretorischen Einrichtungen betheiligt, nach außen oder nach innen mannigfaltige Bildungen erzeugend. Aber die Wand ist doch nur eine, und es ist mehr die *Richtung* der Vorgänge, welche die Verschiedenheit ausdrückt. Die *Cephalopoden* stehen hier sicherlich der Cölombildung etwas ferner, da bedeutende Sonderungen Platz griffen, auch unter Betheiligung der Gonaden, aber der Ausgang ist gemeinsam mit den übrigen Mollusken.

Mit den Vertebraten betreten wir für das Cölom ein scheinbar neues Gebiet, indem die erste Cölombildung bei Amphioxus an das innere Keimblatt

Fig. 292.



Querschnitte von Amphioxuslarven zur Darstellung der Differenzirung der Keimblätter. *Mr* Medullarrinne. *En* Entoderm. *D* Urdarm. *Ch* Chordaanlage. *Coe* Cölom. *Ec* Ectoderm. (Nach HATSCHEK.)

anknüpft und ein *Enterocöl* als Grundlage erscheint. Die Betheiligung des Entoderms ist hier in klarster Weise ausgesprochen (Fig. 292 *A*, *B*, *C*). Der Urdarm (*D*) entsendet zu Theilen einer Leibeshöhle sich abschnürende Divertikel,

welche zugleich die Träger einer vom Urdarm selbst nicht geäußerten Metamerie sind. Wir bedürfen hier nicht der Verfolgung des ferneren Schicksals dieser Anlagen, um zu verstehen, *dass hier ein verkürzter, zusammengezogener Zustand gegeben ist*, schon weit entfernt von einem ersten Beginn; denn die Metamerie, die sich in diesem Enterocöl ausspricht, ist doch kein einfach ontogenetischer Erwerb, dem Körper ohne Arbeit zugefallen. Es liegt eine Cänogenese vor, welche keineswegs eine alte Cölomanlage, sondern etwas Neues reproducirt. Die Annahme eines Enterocöls ist sehr verbreitet, auch für manche andere Abtheilungen, es ward aber ebensowenig wie hier bei den Wirbelthieren erweisbar, und wir müssen seine Herrschaft bestreiten, wie plausibel sie auch dem ersten, allerdings nicht immer kritischen Blicke scheinen mag.

Von der Wand der Leibeshöhle der Vertebraten gehen vor Allem den *Nephridien* der Wirbellosen homologe Gebilde aus, auch den *Gonaden* homologe Organe. Das Cölom *ist in allen wesentlichen Punkten kein Protocöl, sondern ein* Deuterocöl, und dieses erscheint in der gesammten Körperlänge, schon mit dem Kopfe beginnend. Der ausgebildete Zustand dieses Deuterocöls erscheint wie Alles allmählich in vielen einzelnen Stufen, bei denen auch dem Mesoderm eine wichtige Rolle zukommt. Wir betrachten es hier aber nicht in dieser Genese, die zu vielen anderen, hier nicht zu behandelnden Fragen führen müsste, sondern allein aus Ergebnissen, in welchen sich die Wesenheit der Bildung darstellen muss. Darin ist untergeordnet, ob das Eine früher als das Andere zum Vorschein kam. Die Vergleichung lehrt den Werth dieser Verschiedenheit beurtheilen. Überall bildet *Bindegewebe* an der Wand des Cöloms die Unterlage, von *Epithel* überkleidet, durch welches die Producte des Deuterocöls geliefert werden und *der Zusammenhang nach außen gebildet* wird. Diese Communication mit der Außenwelt ist ein wesentlicher Charakter des *Deuterocöls*. Durch das Epithel erlangt es den größten Theil seiner functionellen Bedeutung, die in den Abkömmlingen von Zellen liegt. Aus deren Verbreitung im Deuterocöl ergab sich die Annahme von der Betheiligung des Darmes an der Cölombildung, der Ausgang von einem Enterocöl. Viele am Darmsystem auftretende Processe, die Wichtigkeit, die bei den *Cölenteraten* in jenen den Organismus beherrschenden Erscheinungen liegt, dies Alles verhält sich der Vorstellung günstig, dass im Enterocöl eine weit eingreifende Organisation gelegen sei. Im Lichte der Thatsachen ergiebt sich jedoch kein das Enterocöl förderndes Moment, und wir müssen hier im Auge behalten, dass bei den Bilaterien die Thatsachen anders liegen als bei *Cölenteraten*, und dass nur Zustände, welche eine Leibeshöhle als eine Darmstrecke, sei es Urdarm oder eine Sonderung aus diesem, bieten, uns für ganz vereinzelte Fälle bekannt sind. Auch für diese Fälle ist es nicht sicher, ob dem fraglichen Entoderm nicht eine functionelle Übertragung zu Grunde liegt.

Wir haben an der Leibeshöhle nur zwei Zustände mit Sicherheit zu unterscheiden, das *Protocöl* als Ausgang und das *Deuterocöl* als secundären Befund. In diesem können wieder mancherlei von den Einzelorganen ausgehende

Neugestaltungen vortreten, so dass der Unterscheidung ein großer Spielraum wird. Ein solches Weitergehen mag begründet sein, aber wir halten es nicht für zweckmäßig, denn alle Unterscheidungen verlieren mit ihrer Menge an Gewicht.

Oscar und Richard Hertwig, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erläuterung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XV. 1882.
H. E. Ziegler, Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. Verhandl. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1898.

Von den Excretionsorganen der Wirbellosen.

§ 356.

Die Organe der *Abscheidung* im Haushalt des thierischen Organismus unbrauchbar gewordener Stoffe bilden ein großes Gebiet. Wir heißen die Producte *Excrete* im Gegensatz zu den *Secreten*, gleichfalls abgeschiedenen Stoffen, die aber im Organismus noch Dienste leisten und für denselben in mannigfacher Art der Verrichtung stehen. Das Darmsystem hat hierfür zahlreiche Beispiele geliefert.

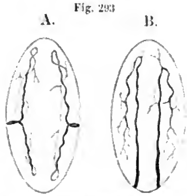
Das Auftreten von Excretionsorganen ist nicht ein plötzliches Erscheinen derselben, wenn auch in einfachster Form, vielmehr ist eine allmähliche Bildung vorauszusetzen aus einem Zustande, in welchem noch keine in jener Richtung fungirenden discreten Organe bestehen. Das ist der Fall bei den Cölenteraten, bei denen noch *keine* Excretionsorgane bestehen. Wir kennen aber im Organismus dieser Thiere vielerlei Gebilde, denen eine secretorische Leistung zukommt, mögen sie mit dem Darmsystem oder mit dem Integument in Zusammenhang stehen oder davon ausgegangen sein. Im Allgemeinen sind es dem *Ecto- oder auch dem Entoderm angehörige Zellen*, welche eine besondere Abscheidung besorgen, die in ihrer Bedeutung außerordentlich mannigfach sein mag. Die bald nur vereinzelt, bald gehäuft bestehenden Elemente sind nur in seltenen Fällen als excretorische mit Sicherheit erkennbar, aber für die meisten liegt die Function in anderer Richtung, wenigstens zum hauptsächlichsten Theile, und ist wohl auch mit anderen Verrichtungen verknüpft, so dass wir es hier mit nichts weniger als einheitlich zu beurtheilenden Bildungen zu thun haben mögen. Ob nicht den sogenannten »Nesselorganen« der Cölenteraten auch eine hierher gehörige Bedeutung zukomme, betrachten wir als offene Frage. So mag hier die excretorische Function noch in verschiedenen Formelementen liegen, mit anderen Leistungen derselben verbunden, im Zustande der *Indifferenz* und damit im Gegensatz zu räumlich abgegrenzten Körpertheilen, welche nicht mehr bloße Gewebe, sondern Organe sind, die aus Geweben ihre Entstehung nahmen.

Für die Bilaterien treten *excretorische Organe* in Gestalt von epithelialen *Canälen* auf, welche den Körper durchziehen und in verschiedenem Verhalten, mit wenigen Ausnahmen, durch die Wirbellosen sich zu den Wirbelthieren

fortsetzen. Die Excretionsorgane gehören zu den bei den Bilaterien verbreiteten, wie auch im Einzelnen mannigfache Gebilde daraus hervorgehen. Zweifach ist die Bedeutung dieser Canäle. Die Excretion beruht vorzüglich in den Zellen der Wand, vielfach auch in fester Form erscheinend. Stickstoffhaltige Bestandtheile sind charakteristisch. Dazu kommt noch Wasser, welches theils aus dem Körper stammt, theils auch von außen eingeführt ist, daher *Wassergefäßsystem*. Die Mündung der Canäle ist in den niederen Abtheilungen allgemein nach außen, und das *Ectoderm* bildet wohl den Ausgangspunkt ihrer Genese, und damit knüpft die Abstammung der Organe an das Integument. Nach ihrer Function treten sie in die Reihe der *Nierenbildungen*, welche von nun an die Wirbellosen wie die Wirbelthiere durchziehen. Ihre Structur bietet vieles Gemeinsame, aus der Function entsprungen. Man heißt sie Nephridien.

Ein Paar vom Integument gesonderter Blindschläuche stellt den einfachsten Zustand der Nephridien wor. Solche hinter dem Kopfe ausmündende Gebilde sind bei den *Nemertinen* bekannt. Die Canäle sind bei den meisten *Plattwürmern* genauer bekannt. Bei den Landplanarien vermisst, sind sie bei *Trematoden* und vielen *Turbellarien* verzweigt, indem von den Hauptstämmen feine, das Körperparenchym durchsetzende Äste ausgehen (Fig. 293 *A*, *B*). An der Wand der feinen Canäle finden sich vereinzelte Cilien. Die meist etwas erweiterten Hauptstämme münden bei manchen noch am Vordertheile des Körpers aus (Tristoma papillosum). Am häufigsten ist die Mündung (Porus excretorius) gegen das hintere Körperende (Fig. 293 *B*), beide Gefäßstämme einander genähert und zu gemeinsamer Öffnung vereinigt. Daraus bildet sich eine für beide Canäle gemeinsame Endstrecke aus, meist erweitert, als *contractile Blase* sich darstellend. Diese ist bei *Cestoden* der Sammelpunkt einer größeren Zahl von Canälen, vier, sechs oder acht, die vorn im Kopfe entweder schlingenförmig in einander übergehen oder auch nur umbiegen, um wieder nach hinten tretend sich zu verästeln, Verhältnisse wie bei anderen Plattwürmern darbietend. Der aus den feinsten Canälen bestehende Abschnitt enthält wasserklare Flüssigkeit. Bei Bandwürmern dagegen finden sich an erweiterten Stellen Kalkconcremente als Excretionsproducte. Solche sammeln sich bei *Trematoden* in den Hauptstämmen, treten durch Contractionen derselben in die Endblase, von dieser durch den Porus excretorius entleert. Den *Nematoden* kommen in die Seitenfelder des Körpers eingebettete Längscanäle zu mit gemeinsamer ventraler Mündung. Allgemein findet sich bei den niederen Würmern gemäß dem Verhalten der Leibeshöhle das Verhalten einer inneren Mündung. Sie fehlt in der Fortsetzung der sich theilenden Canäle in das Parenchym des Körpers zwischen Muskulatur und Bindegewebe, während das Bestehen eines Cöloms mit inneren Mündungen der Canäle verknüpft ist.

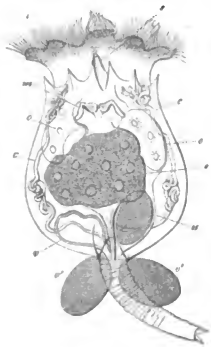
Fig. 293.



Excretionsorgane von Plattwürmern. (Schema.)

Es liegt hierin eine Anpassung, welche schon bei manchen Trematoden vorübergehend gefunden wird. Die *Räderthiere* besitzen das wie sonst bei niederen Würmern sich verhaltende Canalsystem in zwei Stämmen (Fig. 294 *c*), durch seitliche Zweige in die Leibeshöhle ausmündend (Arten von Notommata). Beide sich vielfach schlängelnde Hauptcanäle vereinigen sich entweder an der Cloake und öffnen sich durch diese nach außen, oder sie gehen vorher in eine contractile Blase (*v*) über, ein Product des gemeinsamen Endabschnittes. Die *inneren Mündungen* wie auch das Lumen der beiden Hauptstämme sind von Stelle zu Stelle mit Geißelhaaren besetzt, in zitternder Bewegung. Die Wände selbst geben eine drüsige Beschaffenheit zu erkennen, die entweder über die gesammte Länge eines Canals sich ausdehnt oder auf bestimmte Abschnitte beschränkt ist. Darin dürfte die Weiterbildung eines einfacheren Verhaltens zu erkennen sein. Die Organe bleiben noch als ein verzweigtes Schlauchpaar, aber dem Enddarm zugetheilt, bei manchen *Gephyreen* mit vielen wimpernden Mündungen. Die excretorische Bedeutung kann dabei Modificationen unterworfen sein. Die paarige Anordnung geht mit rein ventraler äußerer Mündung verloren, wie bei einem anderen Theile der Gephyreen, welcher bald nur ein einziges Paar der Organe besitzt (Sipunculus), bald deren mehrere, welche in bedeutenden Modificationen auch den Geschlechtsorganen dienstbar werden.

Fig. 294.



Organisation von Brachionus. *a* wimpernde Kopfscheibe. *s* Sipho. *m* Kauorgane. *e* Drüsenbeleg am Magen. *o* Ovarium. *u* Uterus, ein Ei bergend. *o'* Eier, an der Basis des Schwanzes befestigt. *c* Excretionscanäle. *o* contractile Endblase.

Fig. 295.



Innere Mündung eines Schleifencanals von Branchiobdella.

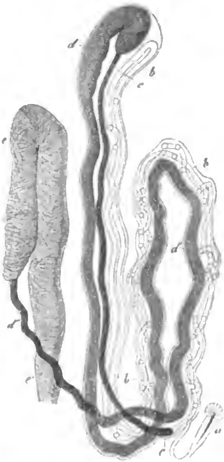
Im Ganzen giebt sich an den Excretionsorganen die Tendenz zur Einheitlichkeit bei paariger Anordnung zu erkennen. Das ist schon der Fall in den Beziehungen der ramificirten Organe (Plattwürmer) zu ihrer Umgebung, und noch mehr kommt es zum Ausdruck mit der Entstehung eines *secundären Cöloms*, in welches die innere Canalmündung, auch wenn sie mehrfach ist, zu liegen kommt. Damit wird die *Nephridienbildung* vervollständigt.

Mit der Vermehrung der Excretionsorgane ist der Weg zu den *Annulaten* ausgedrückt und die Vertheilung nach der ausgebildeten Metamerie. In dieser Anordnung werden sie »*Segmentalorgane*« benannt. Außen beginnende Canäle

in verschiedenem Verlaufe und mannigfaltiger Anordnung, auch in Bezug auf die innere Mündung sehr verschieden, stellen die Nephridien der *Hirudineen* vor, von denen jene der *Anneliden* nicht grundsätzlich verschieden sind. Jedes Nephridium besteht aus einem zusammengeknäuelten oder schleifenartig aufgereihten Canal, welcher eine innere, oft eigenthümlich gestaltete und stets bewimperte Mündung besitzt (Fig. 295) und am anderen Ende auf der Oberfläche des Körpers sich öffnet. Dieser Canal ist zuweilen in seiner ganzen Ausdehnung gleichartig, mit nur geringen Differenzirungen. An seinen Abschnitten ist ein drüsiger Bau der Wandung mehr oder minder zu erkennen. Die letzte, zuweilen erweiterte Strecke besitzt häufig einen Muskelbeleg; seine Ausmündung findet sich fast immer an der Seite der Ventralfläche.

Einfachere Zustände der Nephridien bestehen bei den Chilopoden, während andere Anneliden bedeutende Complicationen besitzen. Daran nehmen die Canäle durch Differenzirung ihrer Structur bedeutenden Antheil, auch die Blutgefäße spielen in der Zusammensetzung eine wichtige Rolle. Mit dem die innere Mündung, das *Nephrostom* (*a*) tragenden Anfang durchbricht das Nephridium das jeweils vor ihm liegende Dissepiment, und hier geht das freie Canalende in die Wandung über, während seine Fortsetzung, das aus einzelnen Canalschlingen (Fig. 296 *b*, *c*, *d*) zusammengesetzte Nephridium, im folgenden Cölomabschnitt seine Lage nimmt. Ebenda mündet auch die letzte Canalstrecke (*e*, *e'*) nach außen. Die verschiedenartige Sonderung der einzelnen Canalstrecken kann schon in dem einen dargestellten Falle den großen Reichthum in der Differenzirung an den Nephridien erläutern. Das Nephridium gehört je zwei Abtheilungen des Cöloms an. Die eine enthält das Nephrostom, welches in die Wandung sich fortsetzt, so dass diese in den Bereich des Nephridiums gezogen ist. Die andere Abtheilung nimmt die Windungen des Canals auf und führt das Nephrostom des je nachfolgenden Nephridiums. Für den ganzen Apparat besteht noch eine bedeutsame Sonderung in der Beziehung zu den Gonaden, worin die Theilnahme einzelner Nephridienpaare in verschiedener Weise ausgesprochen wird. Im Ganzen ist in den Nephridien der *Annulaten* der excretorische Apparat mit einem Reichthum von Einrichtungen entfaltet, welcher gegen das wenige uns hinsichtlich der Function

Fig. 296.



Ein Nephridium von Lumbricus, mäßig vergrößert. *a* innere Mündung (Nephrostom). *b*, *b*, *b* heller, in zwei Doppelschleifen aufgereihter Canalabschnitt. *c*, *c* engerer Abschnitt mit Drüsenwänden. *d* erweiterter Theil, der in *d'* wieder enger wird und bei *d''* in den muskulösen Abschnitt *e* sich fortsetzt. *e'* äußere Mündung.

Bekannte in bedeutendem Contraste steht. Aus jenem können wir aber auf die große Wichtigkeit schließen, die den Nephridien für die Lebensökonomie und ihre Verschiedenheit unter den Annulaten innewohnt.

Die Nephridienbildung erlischt bei den Arthropoden, und bei den *Branchiaten* (Crustaceen) bleiben Reste erhalten, durch welche wenigstens die allgemeine Verbreitung dieser Excretionsorgane bezeugt wird. Von den diese Rudimente darstellenden Organen besteht das eine aus einem gewundenen, unter dem Integument des Kopfes gelegenen Schlauch, der an der Basis des zweiten (äußeren) Antennenpaares ausmündet. Bei Entomostraken ist dieses Organ auf das Larvenleben beschränkt, in den meisten Abtheilungen nachgewiesen. Vielleicht erhält es sich bei den Cirripedien in den sogenannten »Cementdrüsen« im Stiele der Lepadiden, bei Balaniden zu einem eigenthümlichen Drüsencomplex umgestaltet. Persistent ist das Organ bei den Thoracostraken, als »grüne Drüse« beim Flusskrebs bekannt. Ein zweites hierher gehöriges Drüsenorgan bei Entomostraken fehlt den höheren Krustenthieren. Es liegt in der mantelartigen Duplicatur des Integuments als ein schleifenförmig angeordneter heller Canal, der unter dem Mantel ausmündet. Wegen der Lage unter der Schale wird das Organ als *Schalendrüse* bezeichnet. Nach innen endigt es blind. Mögen hier Nephridien, zu anderer Bedeutung gelangt, sich dadurch erhalten haben, für alle übrigen ist völliger Verlust anzunehmen, und es ist unsicher, von welchen Organen bei Branchiaten die Excretion übernommen ist. Die Leber steht nur in Vermuthung, die durch die Mächtigkeit ihrer Entfaltung bei Crustaceen gestützt wird, vielleicht auch durch die vom Darm der *Tracheaten* erworbene Beziehung zu Excretionsorganen, welche von Nephridienbildungen unabhängig sind. Diese an die Luftathmung gebundenen, als *Malpighi'sche Gefäße* bekannten *Anhangsgebilde des Enddarmes* (vergl. S. 13), sind in ihrer excretorischen Deutung gesichert. Sie gründet sich auf das im Lumen der als *Harncanäle* bezeichneten Gänge sich sammelnde Excret, welches auch die Drüsenzellen der Wandung auszeichnet, durch welche das Lumen begrenzt wird (Fig. 297).

Fig. 297.



Stück eines Malpighi'schen Gefäßes von Musca vomitoria. *tr* Tracheen. *l* Lumen. *k* Kern.

Die braun- oder weißgelbliche Färbung der Harncanäle rührt von den in den Zellen der Canalwand abgelagerten Stoffen her und erscheint um so intensiver, je reichlicher die Secretion von statten geht. Zwei Paare mit einander verbundener Harncanäle kehren in allen Abtheilungen wieder, manchmal in der Vereinigung der Ausmündung zahlreicher Canäle ausgedrückt, daher kann hier ein primitives Verhalten erkannt werden. Bald sind es einfache, zwischen den Leberlappen verlaufende Canäle (Scorpione), von denen ein Paar

Verästelungen besitzt, bald sind sie verästelt und zu einem Netze verbunden mit zwei gemeinsamen Ausführgängen, die sich zur Mündung in den weiten Enddarm vereinigen.

Eine geringe Anzahl einfacher Harngefäße, ein oder zwei Paare (Myriapoden) stellen den Beginn der ganzen Einrichtung vor, die in der größten Mannigfaltigkeit auch bezüglich der Mündungen sich darstellen kann (Insecten).

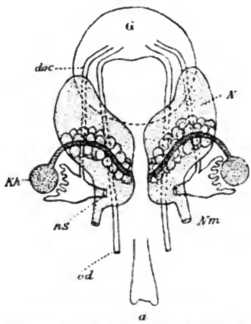
In den *Malpighi'schen Gefäßen* der *Tracheaten* erscheint außer der bilateralen Anordnung am Enddarm von einer ursprünglich geringen Anzahl von Canälen auch deren terminale Verbindung von Wichtigkeit, weil daraus die *Herkunft von Nephridienbildungen* einige Begründung erhält. Die Mündung in den Enddarm entspricht einer äußeren Mündung, wie solche, mit der anderseitigen vereinigt, auch in den einfachsten Nephridienformen besteht. Die terminale Vereinigung von zwei Harncanälen deutet auf die an Nephridien nicht seltene Verzweigung ihrer Canäle hin, wie sie aus der Einheitlichkeit der Organe hervorgeht. Nur das Fehlen innerer Mündungen ist an den Harncanälen der Tracheaten bei ihrer Vergleichung mit den Nephridien fremdartig, wobei wir uns aber erinnern müssen, dass die innere Mündung auch bei manchen Annulaten (Hirudineen) verloren gegangen ist. Wir betrachten demnach die *Malpighi'schen Canäle der Tracheaten* nicht als Neubildungen, die, dem Darm ihre Entstehung verdankend, die excretorische Function für sich ausbildeten, sondern als Reste der schon bei den Würmern herrschenden Nephridien, in Anpassung an neue Einrichtungen, wobei der wichtigste Theil in der Canalbildung und in der Function der epithelialen Wand derselben sich erhielt.

Wie ein bilaterales Nephridienpaar den Ausgang des Verhaltens bei den niederen Würmern darstellt und nur bei den höheren (Annulaten) in bedeutender Vermehrung auftrat, so ist auch für die Mollusken das Bestehen *paariger Excretionsorgane*, aus Nephridien hervorgegangen, die Regel. Sie beginnen auch bei den Mollusken mit einer äußeren Öffnung und münden nach kürzerem oder längerem Wege in die secundäre Leibeshöhle aus (Deuterocöl). Die innere Mündung ist meist durch Wimperbesatz ausgezeichnet und erinnert damit wieder an die Wimpertrichter der Schleifencanäle der Würmer. Die Organe vermitteln eine Communication der Binnenräume des Körpers mit dem umgebenden Medium. Dadurch dienen sie der Wassereinfuhr in den Körper und können auch noch manchen anderen Verrichtungen vorstehen. Zu diesen gehört die Beziehung zu den Gonaden, die in verschiedener Art sich ausbildet, so dass die Ausführwege der Geschlechtsproducte wohl aus solchen Excretionsorganen entstanden. Ihre Beziehung zur Excretion ist keineswegs exclusiv. Wo die letztere ihnen zugetheilt ist, treffen wir an den sonst einfacheren Canälen Umbildungen hinsichtlich der Wandungen, an denen ein *drüsiger Bau* sich erkennen lässt. Die innere Mündung besteht in der *Pericardialhöhle*, welche *vom übrigen Cölom gesondert ist*. Aus ihr setzt sich paarig der excretorische Abschnitt des Organs fort, aus welchem der zur äußeren Mündung ziehende Canal entspringt. Die ganze

Einrichtung bleibt fast allgemein paarig. Als bedeutende Drüse erscheint das Organ bei *Lamellibranchiaten* (*Bojanus'sches Organ*). Auch bei *Gasteropoden* erhält sich sehr verbreitet die Duplicität (Chiton u. a.); bei einem Theile kommt sie nur ontogenetisch zur Andeutung oder fehlt auch da, so dass das Organ nur einseitig vorhanden ist. Immer findet sich das Herz in entsprechenden Beziehungen zum Excretionsorgan. Die von der Niere abgehenden Ausführwege münden einerseits in die Pericardialhöhle, andererseits nach außen, wobei im Falle der Duplicität noch eine Verbindung der beiderseitigen Canäle zu einheitlicher Ausmündungsstrecke auftreten kann (Solenogastres). Dadurch wird dem paarigen Organe eine Einheit zu Theil, wie sie schon die älteste Nephridienbildung bestehen konnte. für die Hauptsache, das aus einem Nephridium entstandene Organ, bleibt aber hier der paarige Zustand.

Bei den Cephalopoden gilt die gleiche Nephridienbildung, aber mit bedeutenden, durch die Gonaden zur Ausbildung gelangten Modificationen. Die Existenz der in den *Tetrabranchiaten* bestehenden älteren Zustände lässt vermuthen, dass zwei Nephridienpaare in Anpassung an das Blutgefäßsystem den Ausgang bildeten, der bei fast allen lebenden Cephalopoden auf ein einziges Nephridienpaar beschränkt ist (*Dibranchiaten*). Dass bei den letztgenannten noch zwei Paare von Ausführwegen des die Gonaden bergenden secundären Cölomraumes sich erhielten, stützt jene Vermuthung, obwohl nur der eine Weg durch die Nephridien führt und der andere keine Beziehungen zu einem Nephrostom aufweist. Mit dem einen Nephridienpaare ist der excretorische Apparat erhalten geblieben, welcher am anderen zu Gunsten der Übernahme der Function des Geschlechtsweges verschwand. Es kann dieser Weg auch durch ein einziges Oviduct vertreten sein (Sepia).

Fig. 298.



Urogenitalsystem von Eledone moschata. *G* Genitalhöhle. *N* Niere. *Nm* äußere, *ns* innere Nierenmündung (Nephrostom). *doc* Deuterocölcanal. *Kh* Kiemenherz. *od* Oviductmündung. *a* Anus. (Nach GROBBEN von ZIEGLER.)

Das aus der Pericardialhöhle hervorgegangene secundäre Cölom (Deuterocöl) bildet mannigfache den Gonaden dienende Räume. Von dem Hauptraum führt ein Canal zum Nephrostom, aber auf einem Umwege, indem, noch bevor das letztere erreicht ist, Faltungen der Wand mit drüsigen Auflagen dem Kiemenherz (Fig. 298) angeschlossen sind. Damit findet schon hier ein excretorischer Apparat eine Stätte und lässt seine Producte durch ein Nephrostom in die *Niere* übergehen. Die *Pericardialdrüse*, wie dieser besondere Abschnitt der excretorischen Einrichtung benannt wird, ist aber nur ein Theil des Ganzen, denn von den vom Kiemen-

herzen sich fortsetzenden Kiemenvenen gehen ähnliche in den Nierenschlauch vorspringende drüsige Faltungen der Wand der letzteren aus, die in diese ragenden *Venenanhänge* (Fig. 298), deren Producte meist in Concrementform das Nierensecret vorstellen. Der zu den Kiemen tretende venöse Blutstrom steht somit in den gleichen Beziehungen zum excretorischen Apparat wie bei den Lamellibranchiaten und den Gasteropoden. Die Niere selbst, in ihrem Schlauchzustand, erhält die functionelle Bedeutung von der Wand, so weit sie durch die Venenanhänge eingenommen wird. Ihre Mündung (*m*) bildet eine Strecke des Canals, nach Aufnahme des Nephrostoms, und von da setzt sich die Mündung nach außen fort. Wie bedeutend auch die bei Cephalopoden in Vergleichung mit den anderen Mollusken entstandenen Änderungen sind, so liegt ihnen doch dieselbe Nephridienbildung zu Grunde, und wir ersehen darin das Gemeinsame der allen Bilaterien zukommenden Organisation.

Aus den *Nephridien* entstehen auch umfängliche Bildungen für ein größeres Körpergebiet, aber noch mit metamerer Bedeutung: eine Vereinigung von Summen einzelner excretorischer Organe (*Polygordius*). Den sich daran knüpfenden Fragen kommt ein hoher Werth zu, besonders im Hinblick auf die *Vertebraten*, aber es harrt noch Vieles der bestimmten Beantwortung, und wir können für jetzt nur Eins ersehen, dass nämlich auch in diesem Organsystem ein Anschluss an die höheren Zustände sich herausstellen wird. Die mannigfaltigen Befunde der Nephridien der Wirbellosen sind demnach keine vergeblichen Versuche, die da oder dort ihr Ende erreichen, sondern Bestandtheile einer langen Reihe, welche bis in die höchsten Abtheilungen verfolgbar ist, wie oftmals auch aus dem Alten Neues entsteht.

Von den Excretionsorganen der Wirbelthiere.

Allgemeines.

§ 357.

Die in manchen Abtheilungen der Wirbellosen noch deutlich bestehende physiologische Verknüpfung des excretorischen Apparates mit den der Fortpflanzung dienenden Organen, dergestalt, dass ersterer die Ausleitungswege der Keimstoffe darstellt, ist eine auch auf die Wirbelthiere übergegangene Einrichtung. Diese Beziehung ist nicht nur der Anlass zu vielerlei Anpassungen, sondern auch zu wichtigen Umgestaltungen, die zu neuen Einrichtungen hinführen.

Der gesammte Apparat knüpft bei den Wirbelthieren an überaus einfache Einrichtungen der Wirbellosen an. Die Körperwand durchsetzende Canäle, wie wir sie als *Nephridien* in metamerer Anordnung an der inneren Mündung (Nephrostom), mit trichterförmiger, cilientragender Öffnung ausgestattet, fanden, besorgten die Excretion, sei es, dass sie Flüssigkeit aus dem Cölom abführten, sei

es, dass sie, weiter gebildet, noch durch ihre Wandung und in das Epithel derselben Stoffe zur Abscheidung gelangen ließen. Wie das Cölom (Deuterocöl) hier zur Excretion Beziehungen besitzt, so kommt ihm auch eine germinative Verrichtung zu, und aus beiden entspringt die Verknüpfung der excretorischen Canäle mit den Generationsorganen zu einem Urogenitalsystem. Das Cölomepithel lässt durch Umwandlung seiner Formelemente in die *Gonaden*, an bestimmten Stellen das *Keimepithel* umfassend, *Sperma* oder *Eier* entstehen.

Da wir sowohl für die erwähnten ersten Zustände des excretorischen Apparates, als auch für die Gonaden die aus dem *Mesoderm* entstandene *Cölomwand* als Ausgangspunkt treffen, ist es dieses Keimblatt, von welchem wir auch in den differenzirteren Formen die ersten Vorgänge zur Anlage jener Organe auftreten sehen. Freilich bestehen bei der Frage nach den primitivsten Verhältnissen auch manche Punkte, durch die auch die beiden primitiven Keimblätter ins Spiel kommen, so dass wir solche als noch nicht gefestigte betrachten dürfen. Es kommt bei diesen Beobachtungen auch auf den Umfang an, in welchem eine Thatsache Feststellung fand, und aus dem Einzelfalle ist noch keineswegs auf das Allgemeine zu schließen.

Die Verbindung zum Urogenitalsystem widerstrebt nicht einer getrennten Behandlung, wie ja auch das Auftreten von Nephridien und von Gonaden ein gesondertes ist. In den niedersten Zuständen bleibt es dabei, auch bei den Wirbelthieren, und die Wechselbeziehungen werden erst allmählich erworben und führen dann von einer Verknüpfung der Function zu einem Eintritt des einen Organsystems in die Dienste des anderen. *Beiden gemeinsam ist die Entstehung von Stoffen, welche ihre Bedeutung erst durch Austritt aus dem Zusammenhang mit dem Organismus erlangen.* Die Excretionsstoffe stehen auf einer ähnlichen Stufe wie die Keimstoffe; man kann beide als »Secrete« ansehen, wenn auch die Keimstoffe Umwandlungen von Formelementen des Körpers sind. Auf dieser Zusammengehörigkeit beruht die immer mehr sich entfaltende Verbindung der betreffenden Organe, welche nicht durch bloßen Zufall zusammengeführt, sondern schon durch den Ort der Entstehung in der Zugehörigkeit deutlich bezeichnet sind.

In dem verschiedenen Werthe von Excretionsorganen und von Gonaden liegt Vieles begründet, was bei der Ausbildung beider in Betracht kommt. Die höhere Werthstellung der Gonaden lässt die Excretionsorgane bei aller Bedeutung ihrer Function für den Organismus doch nur eine Dienstbarkeit für die Gonaden gewinnen, sie bilden nur Ausführwege, wie ja dieses auch für die eigene Function der Excretionsorgane bedeutungsvoll ist. Darin liegt wieder ein das Verständnis des Ganzen förderndes Moment, zugleich aber auch ein Theil der Begründung der Voranstellung dieser Organe, deren Auftreten im Körper den Gonaden vorausgeht, wie ihre Leistung schon beim Beginn der selbständigen Existenz erfordert wird.

Für dieses wie für später Folgendes ist von Wichtigkeit: R. SEMON, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems von Ichthyophis glutinosa. Jena 1891.

Excretionsorgane der Acranier.

Amphioxus.

§ 358.

Wie an allen schon behandelten Organsystemen der *Acranier* die anatomischen Befunde noch in weiter Entfernung von den *Cranioten* sich finden, so ist auch für die *Excretionsorgane* kein einfacher Anschluss vorhanden, und wir werden dadurch nur zu einer sehr beschränkten Erfahrung von den Anfängen der Vertebraten geführt. Das darf auch hier nicht unbeachtet bleiben, dass die Erhaltung niederer Organisationen uns nur in Fragmenten vorliegt und das Vereinzelte nur durch die Vergleichung die an ihm bestehenden Beziehungen zu erkennen giebt.

Wir schließen hier auch die *Organe der Fortpflanzung* (*Gonaden*) an, da damit Beziehungen ausgedrückt werden, welche hier in ihrem frühesten Zustande bestehen, aus welchem sich die Verhältnisse der Cranioten hervorbildeten (BOVERI). Die Sonderstellung von Amphioxus rechtfertigt auch die Behandlung der Organe hier in ihrem morphologischen Zusammenhang.

Als Excretionsorgane, welche wir in dem Begriffe der Niere zusammenfassen, finden sich hier in den obersten Theil des Peribranchialraumes mündende Canälchen, die mit cubischem Wimperepithel ausgekleidet sind. Sie sind nach den primären Kiemenspalten metamer geordnet, und jedes theilt sich nach einer ampullenartigen Erweiterung in zwei Schenkel, davon der vordere längere zu dem nächst vorderen primären Kiemenstäbchen zieht und hier ins Cölom resp. in den Peribranchialraum ausmündet, indess der hintere sich sofort in mehrere (meist drei) kurze Äste spaltet. Diese Canälchen liegen zugleich je einem Kiemengefäße unmittelbar an, welches an dieser Stelle eine Anschwellung bietet, so dass zwischen beiden Theilen eine Beziehung nicht zu verkennen ist. Da der Peribranchialraum eine ectodermal ausgekleidete secundäre Bildung vorstellt, liegen die äußeren Mündungen der Canälchen sämmtlich an der ursprünglichen Oberfläche des Körpers. Es besteht also hier ein *metameres Canalsystem, welches mit inneren Mündungen ins Cölom sich öffnet, mit äußeren in den Peribranchialraum nach außen führt* (BOVERI). Die erstere Mündung entspricht dem *Nephrostom* und ist durch Wimpern ausgezeichnet, welche aus ihr büschelförmig vorragen.

Die Vertheilung der Excretionsorgane im Körper ist insofern nicht streng metamer, als je zwei der Kiemenstäbchen, ein primäres und ein secundäres, je einem Nierencanälchen zugetheilt sind. Sie sind alle von gleicher Art, ohne Verbindung zwischen sich. Secretorische Zellen besetzen die Canälchen, und um die ersteren findet eine reiche Vertheilung von den Kiemenarterien ausgehender Blutgefäße statt, welche hier je ein dichtes Netz vorstellen, dem für die Excretion besondere Bedeutung zukommt. Wir können diesen Befund schon jetzt als Gefäßknäuel (Glomerulus) bezeichnen. In der Länge bieten die Harncanälchen, sowohl am Anfang wie gegen das Ende der Reihe zu, mindere Entfaltung. Mit den

Nephridien der Wirbellosen bestehen Anknüpfungen, am meisten gegen die Anneliden zu, so dass durch den Anschluss der niedersten Wirbelthiere ein Organsystem durch die Thierreihe verbreitet besteht.

Die *Geschlechtsorgane* (*Gonaden*) finden sich als anscheinend abgeschlossene, annähernd quadratische Säckchen in der den Peribranchialraum nach außen abschließenden Leibeswand. Sie sind gleichfalls metamer angeordnet, entsprechen darin aber nicht den Kiemen, sondern den Myomeren des Körpers, und springen gegen den Peribranchialraum vor. So besteht *jederseits eine Reihe von Keimdrüsen*, die, nach den Individuen verschieden, bei den einen Sperma, bei den anderen Eier hervorbringen und danach als *Hoden* oder *Ovarien* zu unterscheiden sind. In jeder Reihe nehmen sie nach beiden Enden zu an Umfang ab, so dass jeweils die mittleren das bedeutendste Volum besitzen. Bei erlangter Reife der Keimstoffe werden dieselben durch Bersten der Säckchen in den Peribranchialraum entleert und durch dessen Porus abdominalis nach außen befördert (BERT). Die Geschlechtsstoffe producirenden Säckchen stellen Abschnitte des in die Peribranchialwand fortgesetzten secundären Cöloms vor, welches hier seinen offenen Zusammenhang mit der die inneren Mündungen der Excretionscanäle aufnehmenden Cölomstrecke verloren hat. Er wird aber noch angedeutet durch zwei Lagen abgeplatteter Zellen, welche von den Keimdrüsen aus zu jenem epibranchialen Cölom verfolgbar sind (BOVERI), so dass wohl auch hier die Entleerung der Keimstoffe in das Cölom den primitiveren Zustand gebildet haben mag (SEMON). Für die erste Entstehung der Gonaden ist der Raum oberhalb der inneren Mündung der Excretionsorgane in Anspruch zu nehmen, so dass mit der Entstehung der Peribranchialwand auch eine Lageveränderung der Gonaden erfolgte.

Die ursprüngliche Entleerung der Keimstoffe in das Cölom ergiebt dann eine gewisse Übereinstimmung mit den Verhältnissen mancher Anneliden, und man könnte daraus Veranlassung nehmen, die Excretionsorgane von Amphioxus als von jenen Würmern ererbte anzusehen. Das würde die Annahme der Ableitung der Gesammtorganisation des Amphioxus von denselben Vorfahren involviren, welcher Annahme jedoch die Vergleichung von beiderlei Organisationstypen aufs entschiedenste widerspricht (Nervensystem, Chorda, Darm).

Somit bleibt nur anzuerkennen, dass unter den uns bekannten Wirbellosen Besitzer des auf Amphioxus vererbten excretorischen Apparates nicht vorhanden sind. Wie ja schon im Bereiche der Würmer jene Organe in sehr differenten und nicht direct von einander ableitbaren Gruppen bestehen, so werden sie auch bei den uns unbekannten Vorfahren der Acranier bestanden haben, ohne dass diese desshalb nähere Verwandte der Anneliden gewesen sind.

Über den Excretionsapparat s. Th. BOVERI, Münchener med. Wochenschrift 1890 Nr. 26. Derselbe, Die Venencanälchen des Amphioxus, ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Zoolog. Jahrb. V. Abth. für Morphologie. Über die Geschlechtsorgane: ROLPH, l. c. W. MÜLLER, Jen. Zeitschr. Bd. IX. S. 94. P. BERT, Comptes rendus.

Excretionsorgane der Cranioten.

Vorniere und Vornierengang (Pronephros).

§ 359.

Der excretorische Apparat der *Cranioten* besteht aus einer Serie von Bildungen, welche zwar räumlich an einander gereiht und durch den Ausführweg in Zusammenhang stehend, doch zeitlich derart geschieden sind, dass die einen früher, die anderen später zum Vorschein kommen; daher sind ihnen, obwohl als Nierengebilde zusammengefasst, verschiedene Benennungen zugelegt. Die erste, bei allen Cranioten transitorische Bildung dieser Art besteht in der Vorniere (*Pronephros*, BALFOUR), über welche erst durch neuere Forschungen helleres Licht verbreitet ward. Wir betrachten diese zuerst in den primitiveren Zuständen. Aus der Wandung des vom Mesoderm begrenzten Cöloms, und zwar zur Seite der Verbindung des Darmes mit der dorsalen Körperwand, im vordersten Raume jener Cavität, entstehen Einsenkungen des Cölomepithels, welche Canälchen hervorgehen lassen. Diese beschränken sich meist nur auf eine geringe Anzahl in metamerer Disposition, lassen in den verschiedenen Abtheilungen auch in ihrer Entstehungsweise manche Verschiedenheiten erkennen, bewahren aber die innere Mündung, die sich zu einem in die Cölomhöhle einragenden wimperbesetzten Trichter (*Nephrostom*) auszubilden pflegt. Die Canälchen selbst legen sich im Falle einer Weiterbildung der Organe durch längeres Auswachsen in Windungen, nachdem sie sich mit ihren anfänglich blinden Enden zu einem gemeinsamen Canale, einem *Ausführgang der Vorniere* (*Vornierengang*), vereinigt haben. Bei bedeutenderem Umfang bildet das gesammte Organ eine Vorragung in die Cölomhöhle.

Im Bereich der Vorniere, und zwar medial von ihr, kommt eine neue Sonderung an der Cölomwand zu Stande. Von der Aorta abgehende Arterienzweige lösen sich hier in ein Netz auf, aus welchem wieder kleine Arterien hervorgehen, die an der Vorniere sich vertheilen. Das so gebildete arterielle Wundernetz bildet, die Cölomwand verdrängend, einen in diesen Vorsprung gebetteten *Gefäßknäuel* (*Glomus*), welcher somit in die Leibeshöhle ragt. In dieser Einrichtung ist wohl eine abscheidende Function der Cölomwand zum Ausdruck gelangt. Aus dem Blute wird Fluidum in die Leibeshöhle ausgeschieden, welches von den Wimpertrichtern aufgenommen und durch die Canälchen der Vorniere ausgeleitet wird. Diese selbst sind nach Maßgabe ihrer Längsentfaltung wieder secernirende Organe, so dass die Ausscheidung hier auf zweifache Art vor sich gehen wird, einmal durch den Gefäßglomus in das Cölom und zweitens durch die Canälchenwand in das Lumen der Canälchen, welches auch aus dem Cölom Fluidum aufnimmt. In dieser Art und Bedeutung erscheint die Vorniere bei den *Cyclostomen*, schon bei *Myxinoiden* und *Petromyzonten* in recht bedeutenden Verschiedenheiten. Bei der Entstehung sind die Canälchen in reicherer Zahl bei Petromyzon, und der Vornierengang erreicht in der Anlage die Cloake, worin etwas Ursprüngliches liegt. Bei den *Selachiern* besteht zwar eine frühzeitige

Anlage von vier (Pristiurus) oder sechs (Torpedo) Canälchen, von denen die vordere Hälfte bald sich wieder rückbildet, indess die hinteren erhalten bleiben und (auf welche Art, ist noch zweifelhaft) schließlich durch ein einziges Nephrostom vertreten sind (VAN WIJHE, RÜCKERT). Ähnliche Verhältnisse kommen auch bei *Teleostei*, *Ganoiden* und den meisten *Amphibien* zur Entfaltung. Die Einrichtung wird jedoch hier weiter geführt, indem der den Glomus bergende Theil des Cöloms von dem übrigen Cölomraum derart getrennt wird, dass er nur an seinem hinteren Ende noch mit ihr communicirt. In diesen partiell abgeschnürten Raum münden die Vornierentrichter und sind dadurch zu einer mehr directen Aufnahme des vom Glomus abgesonderten Fluidums besser geeignet. Dadurch muss dem gesammten Apparat ein höherer Werth zukommen als im früheren Falle, in welchem Glomus wie Trichter noch keine so nahen Beziehungen zu einander besaßen. Die Dauer des Organs ist jener Ausbildung gemäß eine längere; es steht eine Zeit hindurch in voller Function.

Während bei den aufgeführten Abtheilungen nur eine geringe Zahl von Vornierencanälchen (3—4) die Regel bildet, kommt es bei einer Abtheilung der Amphibien (*Cöcilien*) zu einer größeren Anzahl (10), und die hier (bei Ichthyophis glutinosus) zu Tage gekommenen Verhältnisse sind zugleich für die Beziehungen der Vorniere in hohem Maße aufklärend. Der den Glomus aufnehmende Raum des Cöloms spaltet sich von der übrigen Leibeshöhle *vollständig ab* und gabelt sich sogar distal, so dass hier in beide Abschnitte Theile des Glomus zu liegen kommen. In den abgeschnürten Cölomtheil münden die Trichter der Vornierencanälchen, aber mit jedem der letzteren steht noch ein kurzes Canälchen in Verbindung, welches gleichfalls mit einem Trichter, jedoch ins freie, medial von der Vorniere befindliche Cölom sich öffnet. Man hat sich also jedes Vornierencanälchen in zwei Äste getheilt vorzustellen, der eine Ast mündet ins offene Cölom, der andere in den den Glomus enthaltenden abgeschlossenen Cölomraum (SEMON).

Mit der Theilung der Canälchen in je zwei ins Cölom führende Äste, deren einer dem Glomus sich zuwendet, indess der andere ins freie Cölom führt, ist eine Weiterbildung des Organs aufgetreten, welche, wie es scheint, auch in der gleichfalls erst spät sich rückbildenden Vorniere der *Reptilien* besteht. Für einen Theil derselben sind die betreffenden Angaben sehr unsicher. Bei Lacerta legt sich die Vorniere nur mit einem abdominalen Ostium an. Bei Coluber entstehen zwar mehrere metamere Canalanlagen (4—5), allein diese sollen sich zu einer vorn blinden Röhre vereinigen, die zum Urnierengang sich fortsetzt.

Bei den höheren Amnioten wird die Vorniere gleichfalls nur angelegt, indem eine Zellenleiste von der Cölomwand sich derart ablöst, dass sie nur an einigen Stellen mit dem Epithel in Zusammenhang bleibt. Aus diesen Verbindungssträngen entstehen mehrere Canälchen, deren inneren Mündungen bei den *Vögeln* auch ein oder mehrere Gefäßknäuel entsprechen. Wie viel von dieser Anlage der Rückbildung verfällt, ist noch unentschieden, doch scheint der die Canälchen aufnehmende Gang, der sich mit ihnen angelegt hatte, nicht ganz zu Grunde zu gehen.

Indem wir in der Vorniere einen secretorischen Apparat sahen, welcher bei einem Theil der Wirbelthiere zweifellos in Function tritt, fragt es sich, auf welche Weise das Secret aus dem Körper geleitet wird. Von solchen Ausleitewegen begegneten wir nur dem *Vornierengang*, der sich zwar auf verschiedene Art, immer aber im Zusammenhang mit den Canälchen der Vorniere oder deren Anlagen gebildet hatte. Dieser Gang setzt sich nach hinten fort und wird dann als *Urnierengang* bezeichnet, da sich jenseits der Vorniere die Urniere an ihn anfügt. Die Ausmündung des letzteren findet dann im letzten Darmabschnitt oder an einem Urogenitalporus statt. Obgleich im ausgebildeten Zustande zwischen jenen beiden Canälen kein principieller Gegensatz zu bestehen scheint, da der eine eigentlich nur die Fortsetzung des anderen vorstellt, so sind doch für sie gewisse genetische Momente von kritischer Bedeutung. Der Vornierengang geht stets aus dem *Mesoderm* hervor, oder man kann wohl auch sagen, aus den Vornierencanälchen, indess der *Urnierengang*, wenigstens zum großen Theil, aus dem *Ectoderm* entsteht. So ist es bei den Selachiern, bei Amphibien, Reptilien und Säugethieren erkannt worden, wenn auch daneben andere Angaben bestehen und auch für die Cyclostomen noch keine Übereinstimmung erzielt ist. Jedenfalls hat die Vergleichung mit der Thatsache zu rechnen, *dass bei einem Theile* der Vertebraten *an der Entstehung des Urnierenganges das Ectoderm betheiligt ist.* Zu welcher Deutung diese Thatsache leitet, wird sich nach einer Prüfung der Beziehungen der Vorniere ergeben.

Dass in der Vorniere der *älteste Excretionsapparat des Craniotenkörpers* vorliegt, begründet die Berechtigung zu einer Vergleichung mit den Verhältnissen von Amphioxus, welche durch die Verschiedenartigkeit der Körperregionen, denen das Excretionsorgan jeweils zugetheilt ist, nicht wenig erschwert wird. Bei *Amphioxus* liegt das Organ in der Region des Kiemendarmes, die noch durch die Peribranchialhöhle eine den Cranioten fehlende Complication erfuhr. Bei den *Cranioten* folgt sie mehr oder minder dicht auf die kiementragende Körperregion, welche wir dem Kopfe zutheilen, und hier tritt eine Vereinigung der äußeren Mündungen in einen Sammelgang auf. Auf das letztere fällt weniger Gewicht als *auf die Selbständigkeit der Anlagen der Vornierencanälchen*, denn der Sammelgang kann auch phylogenetisch die spätere Bildung sein. Das ist sogar in hohem Grade wahrscheinlich, denn er hat erst Bedeutung durch die Canälchen, deren Trichter die zuerst auftretenden Gebilde des Apparates sind. Der Vergleichung der Canälchen steht aber die regionale Verschiedenheit im Wege, zu deren Entfernung es der Voraussetzung von Veränderungen im Organismus der Acranier bedarf. Für solche Voraussetzungen bestehen bis jetzt ganz wenige thatsächliche Begründungen, von denen wir die wichtigste beim nächsten Paragraphen behandeln. Hier sei nur eines Anderen Erwähnung gethan. Die Genese der Canälchen der Vorniere aus dem vordersten Abschnitt des Cöloms — so dürfen wir es ausdrücken, wenn auch die Ontogenese die Entstehung aus discreten Mesodermsegmenten erwiesen hat — und die Einmündung einzelner Nephrostomen in die Pericardialhöhle bei Cyclostomen (W. MÜLLER) machen es wahrscheinlich, *dass*

der Apparat dem Kopfcölom angehört hat, dass er demzufolge auch als *Kopfniere* bezeichnet werden könnte. Die Sonderung des Kopfes selbst aus der indifferenteren Kiemendarmregion des Körpers, begleitet von einer Rückbildung hinterer Kiemen und der Ausbildung eines Herzens, mag einen Theil der ursprünglich der Kiemendarmregion, wie bei Amphioxus, zukommenden Canälchen weiter nach hinten gedrängt und sie so in Beziehung zum Rumpfcölom gebracht haben, ein Vorgang, welchen man sich in langsamer Entwicklung mit stetigem Fortschreiten, nicht als Katastrophe zu denken hat. Dann kann verstanden werden, wie die ursprünglich discret mündenden Canälchen sich *terminal zusammenschlossen und eine gemeinsame Ausmündung erlangten, zugleich in der Verbindung mit dem Urnierengang.*

Wie schon angedeutet, sehen wir in der Vorniere einen Anschluss an die Niere von Amphioxus, aber insofern weiter entfaltet als diese, als für die Nierencanälchen durch den Sammelgang eine Verbindung besteht. Die Ausdehnung des Vornierenganges, wenn sie auch nur vereinzelt noch erscheint, lässt doch darauf schließen, dass in der Vorniere nicht ein beschränktes Organsystem, vielmehr ein den ganzen Organismus beherrschendes bestanden hatte, *ein Organsystem, von welchem nur ein Theil sich erhalten hat. Durch den späteren Erwerb der Urniere und den damit erfolgten Anschluss an die Vorniere wird die Bedeutung der letzteren auch in ihren Rudimenten nicht aufgehoben als eines Vorläufers für den gesammten Excretionsapparat.* Dass in diesem wichtige Leistungen sich vollzogen, lehrt die Structur, besonders auch das Verhalten zum Blutgefäßsystem, dessen Vertheilung zu den Vornierencanälchen und dem Sammelgang diese in übereinstimmender Thätigkeit erschließen lässt (WHEELER). Die nicht geringe Differenz der hinsichtlich der Vorniere bestehenden Angaben liegt zum Theil in der Schwierigkeit der Aufgaben, welche ein in Rückbildung befindlicher Apparat an den Untersucher stellt.

Gegen die Deutung der *Vorniere* als einer *Kopfniere* — mit welcher Bezeichnung das Organ übrigens schon seit längerer Zeit aufgeführt wird — kann der Einwand erhoben werden, dass die Anlage der Canälchen nicht aus Kopfsomiten, sondern aus Rumpfsomiten vor sich gehe, also nicht vom Kopfe ableitbar sei. So wenig diese Thatsache an sich zu bezweifeln ist, so wenig ist sie für sich allein geeignet, einen zureichenden Grund für die primitive Zugehörigkeit jener Canälchen zum Rumpfabschnitte des Körpers abzugeben. Denn in jenen Mesodermsegmenten liegt eben nur Material zu Organen, die aus ihnen hervorgehen, weil von den nächsten Vorfahren her die Beziehung zu bestimmten Organen ererbt ward, allein daraus folgt nicht, dass einem und demselben Mesodermsegmente zu allen Zeiten die gleiche Function bezüglich der aus ihm sich anlegenden Organe zugetheilt sei. Bei einer Vergleichung von Mesodermsegmenten oder Somitreihen verschiedener Wirbelthiere unter einander ergeben sich recht verschiedene Befunde; bei den einen ist eine Leistung verloren gegangen oder aufgegeben, welche bei denselben Somiten, die jenen anderen in der Zahl der Reihe genau entsprechen, noch besteht, und ebenso sehen wir manche neue hinzutreten, die denselben Somiten in einem niederer stehenden Organismus noch abgingen.

Dass ein Mesodermsegment ebensogut, wie es einen Verlust trägt, auch einen Gewinn empfängt, kann nicht als Frage gelten. Durch diese Verschiedenheit, die

einen gewissen Wechsel der Leistungen ausdrückt, wird das Gesetzmäßige der Entwicklungsvorgänge nicht geschädigt.

Wir können also in jener Entstehung der Vornierencanälchen aus vorderen Rumpfsomiten die Folge einer allmählichen Lageveränderung der Canälchen erblicken, die aus der Kopfregion in den vordersten Theil der Rumpfregion übergetreten sind. Eine längere Dauer in dieser Lagebeziehung hat sie dann successive neuen metameren Gebieten übergeben, und das anfänglich nur temporär Erreichte ist in den bleibenden Besitz jener Metameren resp. deren Mesodermsegmente übergegangen. Durch diesen Gedankengang werden Canälchen der Kiemendarmregion der Acranier mit solchen vergleichbar, die wir an der vorderen Grenze des Rumpfcöloms der Cranioten antreffen.

Über die *Vorniere* s. W. Müller, Jen. Zeitschr. Bd. IX, wo zum ersten Male die Vorniere von der Urniere gesondert wird. Balfour and Sedgwick, Quarterly Journal of micr. Sc. 1879. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XLIV. Van Wijhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung der Excretionsorgane der Selachier. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. H. Rückert, Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. 1888. M. Fürbringer, Zur Entwicklung der Amphibienniere. Morph. Jahrb. Bd. IV. S. Mollier, Über die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. 1890. R. Semon, Anat. Anzeiger 1890. Selenka, Der embryonale Excretionsapparat des kiemenlosen Hylodes martinicensis. Berliner Sitzungsber. 1882. W. F. R. Weldon, On the head kidney of Bdellostoma. Quarterly Journal of mikr. Sc. Vol. XXIV. W. M. Wheeler, The development of the urogenital Organs of the Lamprey. Zoolog. Jahrbücher, Abth. Anatomie und Ontogenie Bd. XIII. Heft 1.

Urniere und Urnierengang (Mesonephros).

§ 360.

Während der *Vorniere* der Cranioten eine größtentheils vorübergehende Bedeutung zukam, indem sie entweder nur kurze Zeit sich functionsfähig erweist oder, wie sogar bald nach ihrer Anlage, wenigstens zum größten Theil der Rückbildung verfällt, nur in Rudimenten eine allerdings nicht geringe Bedeutung bewahrend, erlangt das als *Urniere* bezeichnete Organ in jeder Hinsicht eine größere Wichtigkeit. Es ist das bei allen Cranioten während der Entwicklungsperiode zu einer bedeutenden Längsausdehnung gelangende und immer in Function tretende Excretionsorgan, welches bei den Gnathostomen sogar ein ansehnliches Volum gewinnt. Sein Name ist ihm zu einer Zeit geworden, da die eigentliche Vorniere noch nicht bekannt war, daher es auch als *Primordialniere* oder *Wolff'scher Körper* nach seinem ersten Beobachter beim Hühnchen bezeichnet wird; mit Beziehung auf die Vorniere *Mesonephros* (Balfour).

Die Anlage erfolgt hinter der Vorniere, bald mehr, bald minder in unmittelbarem Anschluss an dieselbe. An einer bestimmten Stelle mit dem Cölomepithel in Zusammenhang stehende Canälchen treten bei *Selachiern* als erste Urnierencanälchen auf, während schon bei den *Amphibien* die Anlagen nur durch mesodermale Zellenstränge repräsentirt werden, von denen die vorderen noch im Anschluss an das Cölomepithel stehen (Fürbringer), indess solches für die hinteren

nicht mehr erkannt wird. Nach anderen Angaben (GOETTE, SPENGEL) beginnt der Vorgang mit einer Einstülpung des Epithels. Es besteht also hier eine fortschreitende Emancipirung der Anlage von ihrem Mutterboden, und wenn bei den Amnioten jede Spur eines primitiven Zusammenhangs verwischt ist, so drückt sich darin ein cänogenetischer Zustand aus, welcher bereits bei den Selachiern beginnt.

Die Anlagen der Urnierencanälchen folgen einer ausgesprochenen, mehr oder minder jener des Rumpfes entsprechenden Metamerie. Sie reihen sich als quere Canälchen hinter einander. Ihre Sonderung schreitet dabei von vorn nach hinten vor, so dass die vordersten die ältesten sind. Dieses Verhalten währt innerhalb der einzelnen Abtheilungen verschieden lange, bei den *Cyclostomen* und den *Myxinoiden* persistirt es, während die *Petromyzonten* die Metamerie sehr frühzeitig in unregelmäßiger Anordnnng der Canälchen aufgehen lassen. In ähnlicher Weise wird die Anordnnng bei den *Gnathostomen* früher oder später durch eine Vermehrung der Canälchen abgelöst, indem neue, auf ähnliche Weise wie die der ersten Serie gebildete hinzukommen.

Die charakteristische Eigenthümlichkeit des Excretionsorgans, schon in der Vorniere durch deren Genese aus der Cölomwand bei den Anamnia ausgesprochen und da, wo die Vorniere zu einer Ausbildung gelangt, zur Nephrostombildung führend, bleibt auch der Urniere bewahrt. Bei den *Selachiern* erhält sich die Communication der Anlage mit dem Cölom und lässt für jedes Canälchen ein *Nephrostom* entstehen, zu welchem mit der Vermehrung der Canälchen neue hinzukommen. Eine zweite Beziehung tritt zu Blutgefäßen hervor. Arterienzweige bilden dem Glomus der Vorniere ähnliche kleinere, aber zahlreichere Knänel, die *Glomeruli*, welche je von einer kürzeren Abzweigung jedes Canälchens umschlossen werden. So gabelt sich jedes Urnierencanälchen schließlich in zwei ungleich lange Äste, von denen der längere mit dem *Nephrostom*, der andere mit einer den Glomerulus enthaltenden Erweiterung (*Bowman'sche Kapsel*) endet. Von der Vereinigungsstelle der beiden Äste an ruft bald eintretendes Längenwachsthum der Urnierencanälchen einen gewundenen Verlauf hervor, und dadurch, wie mit der Zunahme der Zahl der Canälchen, die sich von hinten nach vorn zusammendrängen, wächst das Volum des Organs.

Bei den *Amphibien* sind die Nephrostome wenigstens theilweise secundäre Bildungen geworden, da sie nicht allgemein mit der ersten Anlage der Canälchen entstehen; aber sie gelangen zur völligen Ausbildung und stellen schließlich Wimpertrichter vor. Diese sollen noch als Communicationen mit dem Cölom bei den Crocodilen und Schildkröten bestehen, es ist aber zweifelhaft, ob es der vordere Abschnitt der Urniere ist, an dem sie beschrieben wurden. Bei den übrigen *Amnioten* gelangen sie nur andeutungsweise oder bei den höheren Abtheilungen gar nicht mehr zur Anlage, und damit ist eine Einrichtung erloschen, welche von den niedersten Zuständen her große Wichtigkeit besaß. Dagegen ist die *Verbindung der Harncanälchen mit einem Glomerulus allgemein erhalten geblieben* und gestaltet sich dadurch zu einer typischen Einrichtung.

In der Glomerulusbildung der Urniere liegt im Allgemeinen eine Weiter-

gestaltung der Verhältnisse der Vorniere. Der dort einheitliche oder doch nur unvollständig getrennte Glomus, welcher in einen Recessus des Cöloms ragte, in welchen mehrere Vornierencanälchen mündeten, ist *hier in einzelne Glomeruli gesondert, jeder einem Vornierencanälchen zugetheilt.* Diese Vertheilung auf die einzelnen Canälchen hat nähere Beziehungen beider Theile zu einander hervorgerufen, indem das Canälchen den *Glomerulus* aufnimmt. Von dem phylogenetischen Vorgang bei dieser Verbindung giebt nur noch die Vorniere Zeugnis, indem sie Wimpertrichter dem Glomus zugekehrt zeigt. Solche müssen auch bei der Urniere sich an der Herstellung der BOWMAN'schen Kapsel bethätigt haben, indem sie in den auch um jeden Glomerulus befindlichen Cölomantheil einmündeten und dadurch zur Aneignung des Glomerulus gelangten. Das geschieht an der Urniere nicht mehr ganz in der einfachen Weise, aber es sind die Etappen des Processes noch in den niederen Abtheilungen nachweisbar, während sie sich in den höheren immer enger zusammenschieben und die Entwicklung als verkürzte erscheinen lassen.

Wenn die späteren Zustände des Organs bei den Cranioten sich als cänogenetisch veränderte erweisen und in den früheren, d. h. den bei niederen Abtheilungen vorhandenen primitiven Verhältnissen zu erkennen sind, so folgt daraus keineswegs, dass auch die Anlagen jeweils eine entsprechend gleiche Bedeutung besitzen, d. h. dass in den niederen Abtheilungen deren Anlagen ohne Weiteres für phylogenetische Stadien genommen werden dürfen. Das lehrt ein Beispiel von der *Selachierurniere*. Indem die Canälchen der Urniere so innerhalb der mesodermalen Theile entstehen, dass sie Communicationen des Cöloms mit der Höhlung der Somite oder Myotome vorstellen, das sogenannte Myocölom (VAN WIJHE), so giebt dieser Zustand, der nirgends nach außen führt, als primitiver angesprochen, eine absolut falsche Vorstellung von einer functionellen Beziehung des Organs zum Organismus. Auch wenn das sogenannte Segmentbläschen sich geformt hat, ist noch nichts gewonnen, und erst bei der Verbindung mit dem Vornierengange fällt Licht auf die Bedeutung. Aber dieser Verbindung gehen noch Stadien voraus, die physiologisch gleich unverständlich sind. Einmal die Abschnürung vom Myotom und dann der Abschluss des Canälchens an dieser Stelle. Es wird also der Zusammenhang mit dem Myocölom wieder aufgegeben, und das Canälchen mündet nur einseitig, nämlich ins Cölom aus. Was soll man sich nun dabei vorstellen? Soll das auch wieder eine phylogenetische Stufe sein? Solche Entwicklungsphasen sind in hohem Grade geeignet, in der Deutung ontogenetischer Stadien zur Vorsicht zu mahnen.

Der Aufnahme sämmtlicher Canälchen der Urniere dient der am Ende der Vorniere beginnende Gang, welcher danach *Vornierengang*, mit Bezug auf die Urniere: *Urnierengang* (auch *Wolff'scher Gang*) heißt und vom lateralen Rande der letzteren nach hinten verläuft. Die Ausmündung findet im letzten Darmabschnitt oder in der Cloake statt, nachdem beide Gänge gegen das Ende zu sich einander genähert haben. Die Entstehung dieses Canals findet nach der Bildung der Vorniere statt, geht aber der Entstehung der Urniere voraus. In diesem letzteren Umstand liegt etwas Absonderliches. Wenn man den ganzen Apparat als einheitlichen beurtheilt, so tritt die getrennte Genese der Urnierencanälchen und des Urnierenganges in Widerspruch mit der Genese aller anderen Drüsen, bei denen der Ausführgang stets der zuerst angelegte, der ursprünglichste Theil des

Organs ist. Dadurch wird die Annahme einer principiell verschiedenartigen Bedeutung der beiden Theile der Urniere angebahnt, und wir werden in Vergleichung mit den Canälchen der Urniere in ihm etwas Secundäres zu suchen haben. Lassen wir darüber die Ontogenese des Ganges zum Worte kommen, so erfahren wir dadurch zunächst die Selbständigkeit der Bildung des Ganges, aber bezüglich der Abstammung bestehen selbst für engere Abtheilungen verschiedene Angaben, und wir sind auch hier noch von einer Übereinstimmung fern. Die bei Selachiern und Ganoiden unbezweifelte, bei Reptilien und bei Säugethieren wiederholt festgestellte *ectodermale* Entstehung des Ganges dürfte jedoch als die, wenn auch nicht allgemeine, doch als der Mehrzahl der Cranioten, wenigstens der Gnathostomen zukommende zu betrachten sein. Darin wäre zugleich der primitive Zustand zu ersehen, in welchem die Urnierencanälchen, wie jene der Vorniere, direct nach außen führten, auf dem Ectoderm ihre Mündungen besaßen. Dass aber aus der bloßen ectodermalen Mündung der einzelnen Canälchen noch nicht die Entstehung eines Sammelganges verständlich wird, liegt auf der Hand, es bedarf also noch eines anderen Factors, auf den die Gemeinsamkeit des Canals für sämmtliche Urnierencanälchen sich gründen kann.

In der Entwicklung der Cranioten selbst ist nur die Begründung zu finden, dass der Canal bei seiner Bildung zeitweise als Rinne erscheint; aber erst durch die Vergleichung mit den Acraniern wird jenem Zwecke vollständiger entsprochen, wie es Boveri in einer genialen Hypothese versucht hat. Dieselbe sucht den Urnierengang der Cranioten in dem Peribranchialcavum von Amphioxus. Diese ectodermale Cavität, in welche auch die Harncanälchen münden, würde sich nach beiden Seiten getheilt und nur etwa das Ende gemeinschaftlich behalten haben. Wir können jedoch der directen Beziehung des Peribranchialraums auf die Phylogenese des Urnierenganges nicht das Wort reden, weil mit dem Peribranchialraum noch manches Andere in Kauf genommen werden müsste, was durchaus nicht zum Urnierengang passt. Jene Beziehung kann aber doch zu einem Ergebnis führen, sobald man erwägt, dass ja jener Raum nicht plötzlich entstanden, sondern in langsamer Vorbereitung, durch viele Zwischenstufen seine Entwicklung genommen hat. Jene Zwischenstufen sind aber nothwendiger Weise durch dauernde Zustände vertreten gewesen. Wir postuliren also die Existenz niederer Zustände mit den Vorstufen des Peribranchialraums, wie wir diese bei Amphioxus, wenn auch nur transitorisch, realisirt finden in den beiderseitigen Falten, aus denen die Wand des Peribranchialraums sich anlegt. Wir haben es also hier nicht mit der völligen Construction eines Vergleichungsobjectes zu thun, da wir einen realen Gegenstand zur Vergleichung wählen. Aber wir dürfen jene Falten nicht in derselben Körperregion suchen, in der sie Amphioxus besitzt. Da wir die Frage der Umbildung der Acranier in Cranioten an einem anderen Orte erörterten, haben wir hier nur die Wahrscheinlichkeit zu erwägen, dass die am Kiemendarmabschnitt des Acranierkörpers entstehenden Schutzfalten mit der Ausbildung einer geringeren Anzahl von Kiemenspalten zu sich selbst Schutz gewährenden Kiementaschen und mit der Entstehungszahl reicherer metamerer Nierencanälchen auf

den Rumpfabschnitt des Körpers sich fortgesetzt hatten. Unter dieser Voraussetzung ist die äußere Entstehung einer Rinne denkbar, in welche die einzelnen Nierencanälchen sich öffnen und welche allmählich zum Canale sich abschloss. Die Ableitung der Rinne von einer ursprünglichen Schutzleiste resp. dem von derselben etwa nach oben und lateral abgegrenzten Raume ist einfacher, da wir jene Leiste oder Falte bereits als etwas Gegebenes besitzen und wir nur deren Fortsetzung über den Rumpf anzunehmen brauchen, worin uns die Art der Ontogenese des Urnierenganges nur entgegenkommt. Darin fände die Selbständigkeit der Genese jenes Ganges und die darauf sich gründende Differenz von anderen Drüsenorganen vollkommene Erklärung.

Wir betrachten also den primitiven Zustand der Urniere aus queren metameren Canälchen gebildet, welche *einzeln an der Körperoberfläche ausmündeten und hier ihre Mündungen von einer Falte beschützt hatten*, welche fernerhin zur Begrenzung einer Rinne diente, aus der der Canal entstand.

Wenn uns bei der Annahme einer ectodermalen Entstehung des Urnierenganges für die Einsicht in den Vorgang selbst keine Schwierigkeit entgegentritt, so ist es etwas Anderes bei der Berücksichtigung auch jener Angaben, denen zufolge das Mesoderm betheiligt ist. Wir dürfen diese bei den *Cyclostomen* (Petromyzon, GOETTE) als eine sichere betrachten, wenn auch andere Angaben bestehen, wie solche auch hinsichtlich der Reptilien und Vögel gemacht wurden. Man kann daher den Stand der Sache dahin formuliren, dass für die Cyclostomen eine mesodermale, für die Gnathostomen eine ectodermale Genese des Ganges ziemlich sicher geworden ist. Es beständen also für den Gang in den beiden Cranioten-Abtheilungen genetische Verschiedenheiten so bedeutender Art, dass dadurch die Homologie des Ganges für beide Abtheilungen in Frage kommt. Bis neue Thatsachen weitere Aufklärungen bringen, wird es bei der Anerkennung jener Differenz um so mehr sein Bewenden haben, als hier mancherlei Fälle zu Grunde liegen können, über welche nicht mit einiger Sicherheit zu entscheiden ist.

Die Ableitung des Urnierenganges von einer seitlichen Rinne, die aus einer Überdachung entstand, wie *am Beginne* der Entstehung des Peribranchialraumes, hat vor der BOVERI's Vergleichung zu Grunde liegenden Ableitung vom Peribranchialraum selbst den Vorzug, dass dabei nicht mit der Schwierigkeit einer Scheidung jenes Raumes in zwei völlig getrennte Hälften und der Wiederfreilegung der Kiemen gerechnet zu werden braucht, beides Dinge, ohne welche der Vorgang der Umbildung jenes Raumes gar nicht gedacht werden kann.

Über die *Urniere*: H. RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. 2. Abth. Halle 1824. JACOBSON in Kongl. danske Videnskab. Selskabs Skrifter T. III. 1828. JOH. MÜLLER, Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830. BALFOUR, On the origin and hist. of urogenital Organs of Vertebr. Journal of Anat. and Phys. Vol. X. HENSEN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. III. GRAF SPEE, Arch. f. Anat. 1884. W. FLEMMING, Arch. f. Anat. 1886. C. SEMPER in: Arbeiten aus dem zoolog. Inst. in Würzburg. Bd. II. 1875. GOETTE, Unke und Petromyzon. PERÉNYI, Zoologischer Anzeiger. Jan. 1887. Endlich die bei der Vorniere angeführten Schriften, vorzüglich W. M. WHEELER.

Verhältnis zwischen Urniere und Vorniere.

§ 361.

Die Erwägung der Gemeinsamkeit vieler der Vorniere und der Urniere zukommenden Einrichtungen, sowie der wenigstens als Regel anzusehende innerliche Anschluss der Urniere an die Vorniere lässt in beiden Organen etwas Zusammengehöriges erblicken, gewissermaßen ein einziges Organ, welches in seiner Gesammtheit nur nicht mit einem Male in die Erscheinung tritt. Da ja auch die Urniere successive von vorn nach hinten sich sondert, so wird in dem der Vorniere erst folgenden Auftreten der Urniere nichts jener Vorstellung geradezu Feindliches zu erkennen sein. Auch die nicht scharfe Trennung des Gebietes, das Auftreten der vorderen Canälchen der Urniere noch im Bereiche der Vorniere, wie es nicht selten angegeben wird, kann nur im Sinne der Zusammengehörigkeit gedeutet werden.

Von den Verschiedenheiten beider Organe springt der primitivere Zustand der Vorniere am meisten hervor. Der arterielle Glomus ist hier noch gemeinsames Gut der Gesammtheit der Harncanälchen, indess seine Theilungsproducte, die Glomeruli, in der Urniere je zu besonderen Theilen der einzelnen Canälchen wurden und ebenso jedem der letzteren der betreffende Cölomantheil im MALPIGHI'schen Körperchen zufiel. Die Weiterbildung in der Urniere schließt sich also ziemlich eng an die Zustände der Vorniere an, wenn auch in manchen untergeordneten Punkten Besonderheiten vorkommen. Auch die in der Ontogenese des Organs sich aussprechenden Differenzen von Vor- und Urniere sind für eine principielle Scheidung beider nicht bedeutend genug, zumal ja in beiden cänogenetische Vorgänge liegen. Dennoch aber wird man der Neigung, die Urniere als einen weiter gebildeten und später sich entfaltenden Theil der Vorniere anzusehen, nicht unbedingt folgen können, sobald man auch die Beziehung zum Urnierengang mit in Rechnung bringt. Hier liegt für Vor- und für Urniere etwas Eigenes vor, insofern die Canälchen der ersteren niemals direct sich ihm einfügen, sondern zur Bildung eines gemeinsamen mesodermalen »Anfangstheiles« des Urnierenganges sich vereinigen, der also von letzterem selbst genetisch verschieden ist.

Mehr noch complicirt sich die Frage nach jenen Beziehungen durch die in der Fortsetzung des Glomus der Vorniere liegenden rudimentären Gebilde. Während an der Vorniere selbst die den Gefäßglomus umgebende Cölompartie mehr oder minder vollständig sich vom übrigen freien Cölom abschnürt, kommt es in der stricten Fortsetzung des Vornierenglomus gleichfalls zu solchen Abschnürungen, durch welche aber, da weder der Glomus selbst sich fortsetzt, noch Nephrostomen in der engsten Nachbarschaft sich finden, nur Stränge des Cölomepithels unter die Oberfläche gelangen. Aus solchen beiderseits längs der Wirbelsäule caudalwärts ziehenden, unregelmäßigen Zellsträngen setzt sich die Anlage von Organen zusammen, die, mit sympathischen Ganglien in Verbindung tretend, die sogenannten *Nebennieren* vorstellen.

Besonderes Interesse verdient hierbei die Thatsache, dass hier keine neue

Organbildung erfolgt, vielmehr der Rest einer alten vorliegt. Denn wenn es richtig ist, dass jene Zellstränge von dem ursprünglich die Fortsetzung des Glomus überkleidenden Cölomepithel sich ableiten, so kam der Vorniere eine viel bedentendere Ausdehnung zu. In einem weit zurückliegenden Zustand, von welchem nur die epitheliale Abschnürung auf die Cölomabschnürung verweist, wie diese wiederum auf die vorausgegangene Glomnsbildung, dürfte das Organ sich in der Länge der Rumpfhöhle, ähnlich wie später die Urniere, ausgedehnt haben. Dann wäre die Vorniere der Rest eines ansgedehnteren Organs, welches sich größtentheils rückbildete und bis auf jene Zellstränge völlig verschwand, nachdem die Urniere, in welcher Art, lassen wir dahingestellt sein, sich auf dem Boden der Vorniere entfaltete und als vollkommenes Gebilde die Oberhand gewann.

Es bleibt bei diesen Versuchen, für beide Organe eine Verknüpfung zu finden, recht vieles Fragliche übrig, namentlich die Verschiedenheit der Mündung der Canälchen der Vor- und der Urniere, wie wir es bereits mehrfach hervorhoben. An dieser Differenz muss auch festgehalten werden, wenn man der Vorniere eine ursprünglich bedeutende Ausdehnung einräumt, insofern als wir dann doch wieder an ihr den indirect und den direct in den Urnierengang mündenden Abschnitt zu unterscheiden haben.

Vorniere nnd Urniere halten wir nicht als von Anfang an *einheitlich* zusammengehörig. Der Vorniere kommt in einem früheren Zustand des Organismus die Function eines einzigen Excretionsorgans zu, welches an ein zweites, die Urniere, successive seine Rolle verliert und dieses zum herrschenden werden lässt, in successiver Gestaltung.

Beziehungen der Niere zum Geschlechtsapparat.

§ 362.

Die primitiven Beziehungen des Excretionsorgans zn dem Geschlechtsorgan, wie sie bereits oben (S. 431) dargestellt wurden, sind rein physiologischer Natur und beruhen auf Leistungen, welche das Excretionsorgan für die Fortpflanzung dadurch ausrichtet, dass es den Keimstoffen zur Ausleitung aus dem Körper dient. In wie fern hierin schon ein weitergebildeter Zustand vorliegt und der primitive durch das Vorkommen die Geschlechtsstoffe ausleitender *Pori abdominales* charakterisirt wird, mag vorläufig eine offene Frage bleiben. Daranf hier näher einzugehen, ist um so weniger nöthig, als von jenen Poren aus nichts Anderes für die Geschichte nnseres Organs hervorgeht, als dass sie da die Rolle der Ausleitungswege spielen, wo die Nieren nicht daran betheiligt sind. Wir knüpfen aber erst nach dem Eintritt des Excretionsorgans in jene Function an und finden dabei demselben nichts principiell Fremdes zngekommen: es übernimmt die Ausleitung von Keimstoffen, wie es ja bereits der Ausfuhr minder werthvollen Materials, z. B. überschüssigen Wassers und von Auswurfstoffen, vorstand. Jener Dienst ruft aber ebenso Veränderungen der primitiven Einrichtnngen des Excretionsorgans hervor, wie jede neue Beziehung, die einem Organ zu Theil ward. Der

übernommene, für die Erhaltung der Art so wichtige Dienst erfordert Ausbildungen, Differenzirungen, welche allmählich zu einem großen Reichthum mannigfacher, aus dem einfachen primitiven Apparat hervorgegangener Gebilde führen.

Die erste und ursprünglichste Beziehung zu den Keimstoffen vermitteln wohl die abdominalen Mündungen der Excretionsorgane, die *Nephrostome*. Ob durch diese wimpernden Trichter vielleicht ursprünglich *beiderlei* Keimstoffe aufgenommen und durch die Niere ausgeleitet werden, ist ungewiss; sicher ist, *dass ein solches der Vorniere angehörige Nephrostom* sammt dem Vornierengang die Ausleitung der weiblichen Keimstoffe — Eier — übernimmt und zur Entstehung eines Eileiters, Oviducts, führt oder, da ein homodynames Gebilde auch dem männlichen Geschlecht zukommt, in indifferenterer Beziehung des *Müller'schen Ganges* (auch als *Tube* aufgeführt, obwohl darunter nur ein Theil des ersteren verstanden werden kann). *Es entsteht also aus der Vorniere der Müller'sche Gang*, gewinnt hier sein abdominales Ostium und setzt sich zum Urnierengang fort. Die weiblichen Keimelemente würden also durch Vor- und Urnierengang nach außen befördert. Die Niere hat ihre Ausleitungswege den Producten der weiblichen Keimdrüse geliehen. Vielleicht kommt die Erhaltung der Anlage der Vorniere auch in jenen Fällen, wo sie, wie bei den Selachiern, nicht mehr als Niere in Function tritt, auf Rechnung der Beziehung zum MÜLLER'schen Gang.

Die Entstehung des MÜLLER'schen Ganges ist eines der interessantesten Beispiele eines Sonderungsvorganges, der uns sowohl ontogenetisch als auch phylogenetisch in einzelnen an einander reihbaren Stadien klar vorliegt (bei Selachiern und Amphibien), so dass dadurch die in den höheren Abtheilungen (bei den Amnioten) bestehenden ontogenetischen Befunde in ihren Besonderheiten sich als cänogenetische herausstellen.

Wir treffen jenen Sonderungsvorgang *als eine* Abspaltung vom Urnierengang. Der von der Vorniere her entstandene, das abdominale Ostium tragende Anfang des MÜLLER'schen Ganges geht an seiner Verbindung mit dem Urnierengang in ein von letzterem sich sonderndes Canalstück über, *welches immer weiter vom Urnierengang sich ablöst.* So entsteht neben dem letzteren ein neuer Gang, welcher in den verschiedenen Stadien seiner Genese sowohl von verschiedener Länge, als auch damit in Zusammenhang an verschiedenen Stellen in Verbindung mit dem Urnierengang sich zeigt. Bei weiter gediehener Sonderung findet die Vereinigung beider Gänge nur noch am Ende statt, oder es ist auch dieser letzte Zusammenhang gelöst und beide Gänge erlangten besondere Mündungen. Durch diesen Vorgang wird der Urnierengang von der Aufgabe befreit, zugleich zur Ausleitung von Keimstoffen zu dienen; er giebt diese Function allmählich an den sich von ihm sondernden MÜLLER'schen Gang ab, auf welchen auch der Vornierengang als Anfangsstück mit überging. Durch diese völlige Sonderung wird der MÜLLER'sche Gang nicht nur zu seiner Function der Ausleitung der weiblichen Geschlechtsproducte befähigter, *da er diese Verrichtung allein besorgt*, sondern erlangt auch durch Differenzirung verschiedener für den Schutz der Eier

und ihre Entwicklung zum Embryo wichtiger Abschnitte eine besondere und in den höheren Abtheilungen anwachsende Bedeutung.

Nach Abgabe des MÜLLER'schen Ganges ist der Urnierengang nicht mehr in seinem primitiven Zustande, man kann ihn daher als *secundären Urnierengang* unterscheiden. Manche belegen ihn mit dem Namen des *Leydig'schen* Ganges.

Die Betheiligung der Vorniere am Aufbau des *Müller'schen Ganges* wird selbst bei den Anamnia von den einzelnen Beobachtern in sehr verschiedener Weise dargestellt, so dass daraus kein klares, phylogenetisch verwerthbares Bild entsteht. Am deutlichsten sind diese Verhältnisse bei den Selachiern durch RÜCKERT vorgeführt worden, *wo von der Vorniere eine einzige Peritonealcommunication übrig bleibt, welche als Tubenöffnung dauernd sich erhält.* Dadurch ist eine Continuität der Einrichtung gegeben, und es wird verständlich, wie jene Öffnung, Keimstoffe aufnehmend, dieselben durch den Vor- und Urnierengang weiter beförderte, bis allmählich die Trichteröffnung bei der Abspaltung des MÜLLER'schen Ganges vom Urnierengange, die abdominale Mündung des ersteren ward.

Der klare Vorgang der Entstehung des *Müller'schen Ganges* durch Abspaltung wird bei den Amnioten verdunkelt, indem hier der MÜLLER'sche Gang in den einzelnen Abtheilungen auf sehr verschiedene Art, allein doch ohne directe Beziehung zum Urnierengange, seine Anlage empfängt. Sei es, dass eine Einstülpung des Cölomepithels, welche weiter wuchernd einen Canal hervorgehen lässt, wie es für Reptilien angegeben wird (HOFFMANN), sei es, dass das Cölomepithel auf der Urniere eine leistenförmige Erhebung entstehen lässt, auf welcher mehrere Einsenkungen die Anlagen abdominaler Ostien vorstellen, und dass aus diesen Leisten der Gang entsteht (wie beim Hühnchen nach BALFOUR und SEDGWICK), sei es endlich, dass noch dieser oder jener andere Modus der Anlage gegeben ist: in allen diesen Fällen haben wir eine zusammengezogene, d. h. verkürzte Entwicklung vor uns, welche das Organ in seinem späteren Zustande liefert, ohne es die früheren, im Zusammenhange mit dem Urnierengange gegebenen wiederholen zu lassen. An diesen cänogenetischen Zuständen kann die Forschung versuchen, eine Erklärung ihres Zustandekommens aus dem primitiven Befunde zu ermitteln, wie es in sehr beachtenswerther Weise von BALFOUR und SEDGWICK geschah, allein sie kann nicht das Abweichende vom phylogenetischen Processe als Grund gegen die Homologie des Organs auffassen und daraufhin eine polyphyletische Entstehung des MÜLLER'schen Ganges verkünden.

Dass selbst noch bei Säugethieren die Trennung vom Urnierengange noch nicht völlig ontogenetisch vollzogen ist, lehrt der Zusammenhang der Anlage des noch soliden MÜLLER'schen Ganges mit der Wand des Urnierenganges am distalen Ende der letzteren, wie es für den Menschen angegeben ward (NAGEL).

Während durch den MÜLLER'schen Gang mehr eine physiologische Verbindung mit den Keimdrüsen, und zwar speciell mit den weiblichen, sich ausdrückt, so kommt von Seite der Urniere selbst ein morphologischer Zusammenhang mit beiderlei Keimdrüsen zu Stande, woraus schließlich, wenigstens für das männliche Geschlecht, auch eine physiologische Verbindung erwächst. Die ontogenetische Erscheinung dieses Befundes nimmt von der Urniere ihren Ausgang und stellt sich in der Bildung von Zellensträngen dar, welche von den Urnierencanälchen aus gegen die Keimdrüse und schließlich in dieselbe wachsen. Sie lassen dann, beim Ovarium indifferent bleibend, beim männlichen Geschlecht die Ausführwege des *Hodens* hervorgehen, welche mit einem Theile der Urniere in Zusammenhang stehen und diesen schließlich in ein Adnexum des Hodens, den *Nebenhoden*, umwandeln.

Solche auswachsende Zellstränge, die erst nach und nach ihr Ziel erreichen und ebenso nach und nach zu Canälchen sich gestaltend, in Function treten, sind in der phylogenetischen Stufenreihe der Organentfaltung unverständliche Zustände, welchen andere Einrichtungen zu Grunde liegen müssen. Als solche werden gewiss mit Recht Divertikel des Cöloms in Anspruch genommen, welche, ähnlich wie bei der Vorniere sich abschnürend, einerseits gewisse Theile der Keimdrüse, andererseits Trichtermündungen der Urniere umschlossen (SEMON). Man kann sich vorstellen, dass diese ursprünglich Hohlräume darstellenden Verbindungen zwischen Urniere und Keimdrüse cänogenetisch in Zellstränge sich umwandelten, indem unter Verlust des Lumens der Räume deren Epithel sich forterhielt, bis nachträglich mit dem Eintritt in die Function ein neues Lumen sich bildete. Diese Erklärung des Vorgangs stützen zahlreiche Analogien.

So tritt ein Theil der Urniere in den Dienst des Geschlechtsapparats, indem er in die Ausführwege des Hodens mit einbezogen wird. Da dieser den vorderen Abschnitt der Urniere trifft, bleibt dem hinteren die excretorische Function, die dem ersteren nach und nach entzogen wird. Damit gehen neue Änderungen der Ausführwege vor sich; indem der Urnierengang nur vom vorderen oder sexualen Theil der Urniere Canälchen aufnimmt, indess jene des hinteren Theils sich separat vom Urnierengang vereinigen, wird ersterer zum Ausführwege des Sperma (*Vas deferens*).

Das in beiden Geschlechtern bestehende gleiche Verhalten der von der Urniere resp. deren Canälchen ausgehenden Zellstränge, welche netzförmig oder auch in anderer Art zu der betreffenden Keimdrüse gelangen, führt aber beim weiblichen Geschlecht doch nicht zu einer functionellen Verwendung, vielmehr verfällt hier jene Einrichtung einer Rückbildung, nachdem der MÜLLER'sche Gang als Ausführweg dient.

Wesshalb diese Organisation beiden Geschlechtern zukommt, ist noch nicht aufgeklärt. Von einem ursprünglichen Hermaphroditismus der Wirbelthiere sie abzuleiten, geht desshalb nicht an, weil jene die Verbindung von Urniere und Keimdrüse vermittelnden Zellstränge ja ebenso zum Hoden wie zum Ovarium verlaufen, welche beide bei bestehendem Hermaphroditismus doch nicht für einander eintretend gedacht werden können. Männliche und weibliche Keimdrüse müssen doch in einem Zwitterorganismus discrete Organe sein.

Die aus der Urniere hervorgegangenen Gebilde sind bei dieser selbst behandelt, so weit es der Zusammenhang erforderte. Es sind wichtige Einrichtungen, aus welchen wieder andere, sowohl für das Excretionsorgan als auch für die Geschlechtsorgane in besondere Functionen tretende Organe entstehen, welche noch näher zu betrachten sind. Somit nimmt von der Urniere ein Reichthum von Organbildungen seinen Anfang, welchen wir auch auf andere Organsysteme in Wirksamkeit durch alle Abtheilungen der Wirbelthiere in successiver Vervollkommnung sehen werden.

Literatur zu dem früher Angeführten: V. v. MIHALCOVICZ, Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift Bd. II. 1885.

C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. XLIV. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XLVIII. R. Semon, Über die morphol. Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Urogenitalsystem. Anat. Anz. Bd. V. Nr. 16. 17.

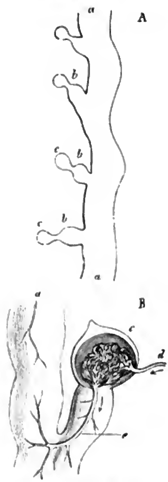
Von den Nieren.

Die Urniere als dauerndes Excretionsorgan (Dauerniere).

§ 363.

Wie sehr Amphioxus auch durch das Verhalten der als Excretionsorgane zu deutenden Einrichtungen zwar keineswegs in einen Gegensatz zu den Cranioten tritt, aber doch weit über die niedersten Zustände derselben hinaus seine Stellung nimmt, ist bereits betrachtet worden. Der Apparat ist durch seine Zusammensetzung aus völlig discreten gleichartigen Bestandtheilen charakterisirt, während wir bei den Cranioten einer Zusammenfassung der einzelnen excretorischen Canälchen durch einen gemeinschaftlichen Ausführgang begegnen. Dadurch erwirbt sich der Complex von Canälchen erst bei den Cranioten die Bedeutung eines *einheitlichen Organs*, wie es in der *Urniere* inclusive der *Vorniere* sich darstellt, und in diesem Zustande verwaltet das Organ in den niederen Abtheilungen die excretorischen Functionen.

Fig. 299.



A ein Theil der Niere von Bdellostoma. *a* Harnleiter. *b* Harncanälchen. *c* terminale Kapsel. *B* ein Stück davon stärker vergrößert. *a*, *c* wie vorhin. In *c* ein Glomerulus, in welchen eine Arterie *d* eintritt, während eine austretende *e* sich auf Harncanälchen und Harnleiter verzweigt. (Nach J. Müller.)

Den niedersten Zustand bieten die Cyclostomen und unter diesen wieder die *Myxinoiden* dar. Hier bestehen längs der Leibeshöhle kurze, in einen gemeinsamen Harnleiter — den Urnierengang — mündende Quercanälchen in metamerer Anordnung (Fig. 299 A). Jedes Canälchen beginnt mit einem *Malpighi'schen Körperchen*, zu dessen Glomerulus eine kleine Arterie (*B*, *d*) tritt, während die aus dem Glomerulus austretende Arterie (*B*, *e*) sich auf dem Canälchen und am Urnierengang verzweigt. Am vordersten Theile des Urnierenganges erhalten sich Reste einer Vorniere, Canälchen mit einer größeren Anzahl von freien wimpernden Nephrostomen, die in Jugendzuständen in den Urnierengang führen. Später geht diese Verbindung verloren. Die *Petromyzonten* bieten in der Structur des Organs einen Fortschritt, insofern die

Harncanälchen bedeutend länger geworden und demgemäß in Windungen gelegt sind. Dadurch nimmt das Organ ein etwas bedeutenderes Volum ein, ist aber mehr mit seinem hinteren Abschnitt entfaltet, indess ein vorderer nur durch den Urnierengang dargestellt wird, welchem sich gleichfalls noch einige Wimpertrichter als Vornierenreste anfügen.

In dem Verhalten der Anfänge der Harncanälchen zeigt sich die Besonderheit des Weges, den die Differenzirung der Niere von Petromyzon beschritt, verschieden von den Myxinoiden. Die Harncanälchen öffnen sich nämlich in völlig abgeschnürte Cölomdivertikel, an deren Wandungen die arterielle Gefäßentfaltung stattfindet, so dass sie MALPIGHI'sche Körperchen repräsentiren, ohne dass es zur Bildung eines wahren Glomerulus kommt. Die Anordnung jener Cölomräume stellt sich wiederum eigenthümlich dar, indem sie zusammen eine längs der Niere gelagerte Säule darstellen, die der Quere nach in einzelne Fächer getheilt ist und auf dem Querschnitt auch eine radiäre Zerlegung in Fächer zu erkennen giebt (A. SCHNEIDER). Durch das immerhin noch sehr selbständige Verhalten der in den Fächern gegebenen Cölomabschnitte wird auf einen sehr primitiven Zustand verwiesen, welchem auch das Verhalten der Blutgefäße entspricht. Dadurch tritt die ganze Einrichtung der Structur der Vorniere nahe und könnte, wenn darauf Gewicht zu legen wäre, auch als solche aufgefasst werden.

Bezüglich der Ausmündung findet sich der Urnierengang hinter dem After fortgesetzt, um bei den Myxinoiden in dem Porus abdominalis sich zu öffnen, indess bei Petromyzon beide Gänge sich zu einem kurzen unpaaren Abschnitt verbinden, welcher an der Urogenitalpapille zur Mündung kommt.

§ 364.

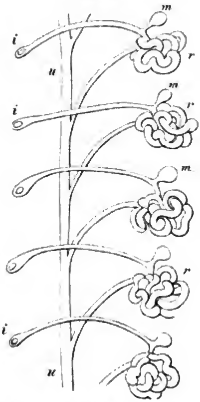
Gegen die Cyclostomen beginnt in der Niere der Gnathostomen eine weiter greifende Einrichtung sich zu entfalten, indem an dem gleichfalls noch in jenem Typus angelegten Organ zahlreiche Sonderungen Platz greifen, von denen die Beziehungen zum Geschlechtsapparat die vornehmsten sind.

Die *Selachier* zeigen diese Vorgänge theilweise in der Entwicklung, theilweise zur Ausbildung gelangt. Die Niere liegt der dorsalen Wand der Rumpfhöhle angeschlossen, durch eine meist straffe Peritoneallamelle vom Cölom getrennt, mit welchem sie die ursprünglichen Communicationen durch mehr oder minder vollständig persistirende *Nephrostomata* beibehält. In der Regel ist der vordere Theil minder voluminös als der hintere entfaltet. Eine Trennung in einzelne lappenähnliche Abschnitte, die jedoch unter einander zusammenhängen, kommt verschiedenartig zum Ausdruck. Das ganze Organ entspricht einer Urniere, deren Ausführgang der *Wolff'sche Gang* ist.

Der secundäre Urnierengang nimmt die Harncanälchen auf, welche am vorderen schmächtigeren Theile des Organs in beiden Geschlechtern in ihn einmünden, indess sie am voluminöseren hinteren Theile unter Zunahme an Breite ihre Mündungen mehr distal verlegen und, sich unter einander vereinigend, einen eigenen Ausführweg des Harns hervorgehen lassen. Dieser Vorgang zeigt sich

in seinen verschiedenen Stadien als dauernder Zustand bei den einzelnen Gattungen, und das, was bei den einen nur vorübergehend sich darstellt, ist bei den anderen erhalten geblieben, so dass wiederum aus der Vergleichung der gesammte Process erhellt. Es entsteht also hier gleichfalls durch Abspaltung vom WOLFF'schen Gange ein schließlich mit letzterem nur die gemeinsame Mündung in die Cloake theilender *Harnleiter*, der den übrig gebliebenen, vom vorderen Abschnitt der Niere kommenden Urnierengang aufnimmt. Der letztere ist aber durch die Verbindung jenes vorderen Abschnittes der Niere mit dem Hoden bei den Männchen vorhanden, indem er als *Samenleiter* in einer neuen Function steht. Durch die Vereinigung der beiden WOLFF'schen Gänge wird bei den Nieren ein gemeinsamer Abschnitt der Ausführwege gebildet, oder es geschieht eine solche Verschmelzung an den beiderseitigen Ureteren.

Fig. 300.



Ein Abschnitt der Niere eines Acanthiasembryo. *i* Wimpertrichter. *m* MALPIGHI'sche Körper. *r* Nierenläppchen. *u* Urnierengang. (Schema.)

Durch das Secret entstehen gegen das Ende des Ureters manche Sonderungen, auf welche wir hier nur im Allgemeinen verweisen können. Für die Hauptsache ist schon bei den Selachiern eine Complication durch die Gonaden vorbereitet, welche in den höheren Abtheilungen zu vollständiger Scheidung führt.

Der Structur des secernirenden Abschnittes der Niere liegen die mit *Nephrostomen* (Fig. 300 *i*) beginnenden Harncanälchen zu Grunde, deren Anfangsstück zu einem Abschnitte leitet, welcher sich mit dem nächst vorhergehenden durch Sprossung in Verbindung setzt und zugleich durch die Aufnahme eines Glomerulus ein MALPIGHI'sches Körperchen (*m*) trägt. Das daraus sich fortsetzende Harncanälchen bildet allmählich zahlreiche Windungen (*r*), aus denen endlich die ursprünglich allgemein zum Urnierengange gelangende Endstrecke hervorgeht, die am hinteren Abschnitte der Niere durch die erwähnte Abspaltung vom Urnierengange mit den benachbarten zum Ureter sich sammelt.

Die Nephrostomen mit ihren Wimpertrichtern erhalten sich nur bei einem Theile der *Haie* fort, bei vielen ist ihre Zahl reducirt, bei anderen sind sie gänzlich verschwunden, und dieses ist auch bei allen *Rochen* der Fall.

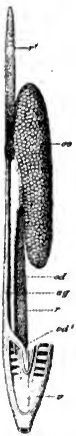
Die Entstehung von Communicationen zwischen den Harncanälchen lässt durch die am gleichen Orte auftretenden MALPIGHI'schen Körperchen die Annahme begründen, dass hier eine Abzweigung der Canälchen ursprünglich ins Cölom mündete, und dass eine Cölomabschnürung mit jenen Körperchen auch die Communicationsröhren entstehen ließ. Solchen Zuständen sind wir schon bei der Vorniere begegnet (s. oben). Da an derselben Stelle, d. h. in Zusammenhang mit den Verbindungscanälchen, secundäre,

durch geringeren Umfang charakterisirte MALPIGHI'sche Körperchen sich bilden, dürfte diese Gegend durch einen längs des primitiven Excretionsapparates sich erstreckenden Glomus ausgezeichnet gewesen sein. Sie verweist somit auf Zustände, die (bei Amphibien) in der Vorniere gegeben sind.

SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. Arbeiten des zoolog. Instit. zu Würzburg. Bd. II. 1875. BALFOUR, The Origin and history of the Urogenitalorgans of Vertebrates. Journal of Anat. and Phys. Vol. X. 1876.

Die Harnorgane der *Ganoiden* und *Teleostei*, durch die Urniere dargestellt, bieten zwar genetisch Anknüpfungspunkte an jene der Selachier, allein es wird doch nicht mehr die ganze Wegstrecke durchlaufen, auf welcher es bei diesen zur Sonderung jener Organe kam. In vielen Punkten bestehen auch noch wenig sichergestellte Angaben, und selbst die Ausführwege sind noch nicht genügend aufgehellt, so dass es, besonders für die Teleostei, zweifelhaft ist, ob der Ausführgang der Niere einen primären Urnierengang vorstelle oder ob ein MÜLLER'scher Gang sich davon bereits abgespalten habe.

Fig 301.



Urogenitalorgan von Lepidosteus (weiblich). r, r' Nieren. ov Ovarium. od, od' Oviducte. ug Urnierengang. v Blase.

Während in der dorsal der Cölomwand angeschlossenen Lage, sowie in der oft fibrösen Verstärkung des sie gegen das Cölom überdeckenden Peritoneums Übereinstimmung waltet, kommen in der Ausdehnung der Organe nach verschiedenen Richtungen sehr mannigfaltige Zustände vor. Dagegen kommt, wie es scheint allgemein, dem Ausführgange eine gegen das Cölom vorspringende Lage zu, und die Ausmündung geschieht nach Vereinigung der beiderseitigen Gänge hinter dem After. Dazu war der Weg bereits bei den Selachiern eingeschlagen, wo die Mündung an der Rückwand der Cloake stattfand.

Bei den *Ganoiden* zeigen sich die Nieren als langgestreckte Organe, die bei den Stören mit einem hinteren voluminöseren Abschnitt ausgestattet sind, mit welchem sie bis zur Medianlinie sich ausdehnen. Viel schmaler erscheinen sie bei Lepidosteus und Polypterus, aber hier wie bei den Knorpelganoiden setzt sich der vordere Abschnitt der Niere in ein anders geartetes Gebilde fort, welches man wegen seiner Nachbarschaft zum Cranium als »*Kopfniere*« bezeichnet hatte. Ob darin ein umgewandelter Theil des Excretionsorgans vorliegt, muss noch als offene Frage gelten; jedenfalls wird nicht etwa die Vorniere ohne Weiteres hier zu finden sein.

Als Ausführwege sammeln sich Canälchen, welche auf der ganzen Länge der Niere in den als Harnleiter fungirenden Urnierengang einmünden. Dieser setzt sich bei der Mehrzahl in einen weiteren Abschnitt fort, welcher sich an seinem Beginne mit einem weiten offenen Trichter vereinigt, dem abdominalen Ostium eines nicht vollständig vom Urnierengang abgespaltenen *Müller'schen Ganges.*

Somit ist hier ein bei Selachiern ausgebildeter Zustand auf einer früheren Stufe stehen geblieben.

Der von dem primären Urnierengange übrig gebliebene gemeinsame Weg ist also die Fortsetzung sowohl des MÜLLER'schen Ganges als auch des secundären Urnierenganges und muss auch bei weiterem Umfange als jenen beiden Canälen angehörig betrachtet werden.

Bis zu seiner Vereinigung mit dem anderseitigen münden von der Niere her Sammelcanäle in ihn ein. Deren erweiterte Endstrecken bilden bei Lepidosteus an der dorsalen Wandung dieses Abschnittes eine Reihe von Kammern (Fig. 301).

Weiter geführt findet er sich bei Polypterus nur am Ende der zu einem gemeinsamen Abschnitte vereinigten MÜLLER'schen Gänge, wo er, gleichfalls mit dem anderseitigen verschmolzen, die Mündung hat.

Die Ausführwege des Harns dienen beim männlichen Geschlecht auch der Ausfuhr des Sperma, da wenigstens beim Stör und bei Lepidosteus die Nieren mit der männlichen Keimdrüse in Zusammenhang stehen. Die vereinigten Harn- und Geschlechtswege bilden einen unpaaren Abschnitt, welcher in einer Grube hinter dem After ausmündet.

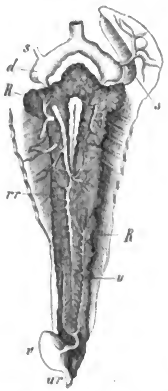
Dieser unpaare Abschnitt bildet bei Amia eine ansehnliche Erweiterung, welche wie die paarige Erweiterung des Urnierenganges bei Lepidosteus als *Harnblase* gedeutet ward (Fig. 301 *r*). Da der Oviduct (*od*) in diese Erweiterung ausmündet, wird es wahrscheinlich, dass sie auch dabei in der Function steht, welche in der Erweiterung ausgedrückt ist. Geringer ist sie beim männlichen Geschlecht.

Über die Harnwerkzeuge der Ganoiden s. LEYDIG, Anat.-histolog. Untersuchungen. HYRTL, Denkschr. der math.-naturw. Classe der Acad. zu Wien. Bd. VIII. Über Lepidosteus: BALFOUR und W. N. PARKER, op. cit.

Wie in allen bisher betrachteten Organsystemen der *Teleostei* nicht sowohl neue tief eingreifende Sonderungen als unendliche Verschiedenheiten der Form- und Zahlverhältnisse der Theile Hand in Hand mit einem Wechsel der Lagebeziehung den Organismus dieser Abtheilung in größter Mannigfaltigkeit darstellen, so ergiebt sich auch für die Harnorgane bei einer gewissen Stetigkeit der überkommenen Componenten gleichfalls ein mannigfacher Befund der Formverhältnisse. Die Urniere persistirt auch hier und bildet das in Ausdehnung und Form sehr wechselnde Excretionsorgan, welches im Anschlusse an die dorsale Rumpfhöhlenwand einen übereinstimmenden Zustand besitzt. Bald erstreckt sich die Niere jederseits in der Länge des Rumpfes, mit einem zuweilen median verbundenen Abschnitte das Cranium erreichend, oder auch nach hinten in die Schwanzregion fortgesetzt; bald nimmt sie einen geringeren Raum ein, oder einzelne Strecken sind mehr, andere weniger voluminös gestaltet, wobei die Anpassung an die ihr zugetheilte Räumlichkeit, oftmals speciell an die Verhältnisse der Schwimmblase eine bedeutende Rolle spielt. Die bei Selachiern und noch bei Ganoiden bestehenden Beziehungen zur männlichen Keimdrüse scheinen durchgehends verschwunden zu sein, und das Excretionsorgan ist auf seine ursprünglichste Function beschränkt.

Die wohl aus dem Urnierengange entstandenen Ausführwege pflegen sich an der ventralen Fläche der Organe zu sammeln, werden aber oftmals ganz oder streckenweise von der Nierensubstanz umschlossen. Sie vereinigen sich allgemein zu einem gemeinsamen Ureter (*u*), welcher getrennt oder verbunden mit den Ausführwegen der Gonaden, hinter dem After zuweilen auf einer *Papilla urogenitalis* mündet. Doch erhält sich bei manchen ein niederer Zustand fort, indem die Mündung des Urogenitalapparates mit dem After gemeinsam ist (Lophobranchier). Daran schließen sich Zustände, in welchen zwar schon eine Scheidung vom After besteht, allein der Urogenitalapparat in einer dicht hinter dem letzteren gelegenen Grube sich öffnet, oder wo die Urogenitalpapille in der unmittelbaren Umgebung des Afters entspringt.

Fig. 302.



Harnorgane von Salmo fario. *R* Nieren. *u* Ureteren. *v* blasenartige Erweiterung der Vereinigung beider Ureteren. *ur* Ausführgang derselben. *rr* Cardinalvenen (Venae renales revehentes). *d* Ductus Cuvieri. *s* Vena subclavia. (Nach HYRTL.)

Die schon bei Ganoiden vorhandenen Erweiterungen der Ausführwege kommen in großer Verbreitung vor und treffen bald den paarigen und den unpaaren Abschnitt, an letzterem eine *Blase* (*v*) bildend, welche sich mehr sondern und auch mittels eines Stieles dem Ureter ansitzen kann.

Hinsichtlich der Lageverschiedenheiten kann noch bemerkt werden, dass beim Bestehen secundärer unterer Bogen am Skelete der Rumpfregion die Niere bald innerhalb (Blennius gemellus), bald außerhalb des dadurch gebildeten Canals liegen kann (Liparis, Alosa vulgaris u. A.). Bei Ausdehnung in die Schwanzregion wird die Niere von einem ähnlich gebildeten Canale aufgenommen (manche Salmoniden und viele Gadiden, auch bei Aalen und vielen Andern). Nur ein vorderer Theil, dicht der Kopfregion angeschlossen, besteht bei Pediculaten, manchen Plectognathen. Nicht zum hinteren Theil des Rumpfes ist sie bei Clupea harengus, bei Thynnus vulgaris, Cyclopterus lumpus erstreckt. Sowohl am Kopfe als am Rumpftheile kommen Concrescenzen der beiderseitigen Organe vor. Die Verhältnisse der Ausführwege sind nicht minder mannigfaltig. Die Ausführgänge jeder Niere verschmelzen schon innerhalb der letzteren zu einem einfachen Canale bei Clupea, Gymnotus, Solea, oder die Vereinigung erfolgt in größerer oder geringerer Entfernung von der Blase. Bei manchen Gadiden sind die Harnleiter von der Höhle der Schwimmblase umschlossen. Einzelne Ausführgänge können auch außer den sogenannten Harnleitern direct in die Blase einmünden (Spinachia vulgaris), wobei dann die Blase aus einer sehr frühzeitigen Verschmelzung der beiden Harnleiter entstanden sein muss. Da solche und noch viele andere Verhältnisse der Ausführwege selbst innerhalb einzelner Gattungen außerordentlich mannigfaltig sind, wird man auch hierin eine große Biegsamkeit der Organisation zu erblicken haben.

Diese Verhältnisse sind in ihrer Bedeutung wenig beachtet geblieben, weil sie innerhalb einer von den anderen sehr divergenten Abtheilung zum Ausdruck gelangen. Sie sind aber desshalb nicht minder wichtig, denn es gehen aus ihnen ebenso

Neugestaltungen hervor, die mit denen an anderen Organsystemen zu einer Umbildung des Organismus führen.

Die Mündungen der Harn- und Geschlechtswege erhalten sich an der Urogenitalpapille in der Regel getrennt, derart, dass die der ersteren die Spitze der Papille einnimmt, die der letzteren näher an der Basis sich findet.

Steenstra-Toussaint, Commentatio de systemato uropoetico piscium. Leiden 1835. J. Hyrtl, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschriften der Acad. der Wiss. zu Wien I. 1849. Derselbe, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschr. d. Acad. d. Wiss. zu Wien. Bd. II. 1850. O. Gampert. Über die Niere der Cyprinoiden und Amphibien. Diss. Zürich 1866.

Das Excretionsorgan der *Dipnoer* wird wahrscheinlich gleichfalls durch die Urniere vorgestellt. Bei den wenig sicheren Kenntnissen hinsichtlich etwaiger Beziehungen zum Geschlechtsapparate und dem gänzlichen Fehlen ontogenetischer Erfahrungen ist unsere Beurtheilung dieser Organe meist auf äußere Verhältnisse beschränkt.

Bei *Protopterus* erstrecken sich die Nieren in ziemlicher Ausdehnung an der Dorsalwand der Leibeshöhle, nach hinten zu voluminöser werdend und in Lappenbildung übergehend, während bei *Ceratodus* die relativ viel kleineren, weit hinten liegenden Nieren deutliche Lappen besitzen. Der Ausführgang nimmt nur wenige Sammelröhren, größere und kleinere, auf und tritt längs der ganzen Niere zu Tage, indess er bei Proptopterus in die Substanz des Organs eingesenkt erst am Ende frei wird. Er mündet bald getrennt, bald mit dem anderseitigen vereinigt an der dorsalen Cloakenwand aus, an welcher Stelle auch die vereinigten Harnleiter von Ceratodus münden.

Eine blindsackartige, über jenen Mündestellen gelegene Ausstülpung der Cloake nach der Dorsalseite pflegt als *Harnblase* aufgefasst zu werden. Es ist möglich, dass sie angesammeltem Harn ihre Entstehung verdankt.

Ob diese Blase, die mit einem engeren Halse in die Cloake sich öffnet, mit dem bei Selachiern in den Enddarm mündenden Drüsenschlauch homolog ist, bleibt noch ungewiss. Abgesehen von der größeren Weite des Organs bei den Dipnoern, bietet sich bei der nicht scharfen Abgrenzung des Enddarmes von der Cloake der Dipnoer manches auf jene Beziehungen Verweisendes dar.

Bezüglich dieser Organe s. außer Günther (l. c.) die beim Geschlechtsapparat der Dipnoer angeführten Schriften von H. Ayers und W. N. Parker.

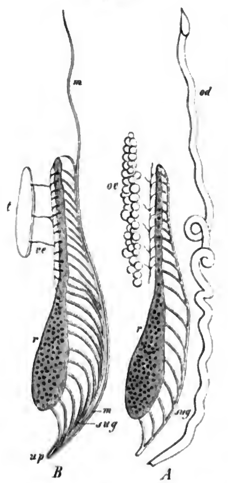
§ 365.

Während bei einem Theile der Fische der excretorische Apparat den bei den Selachiern ausgebildeten Zuständen sich mehr und mehr entfremdet hatte, knüpfen die **Amphibien** wieder enger an jene an, und wir sehen hier zahlreiche der primitiven Zustände erhalten. Wir sehen die Niere von der epithelialen Auskleidung des Cöloms her sich anlegen, indem von da aus die Entstehung der Harncanälchen erfolgt, die dann mit Wimpertrichtern (*Nephrostomen*) in das Cölom sich öffnen, während sie andererseits dem Urnierengange sich anfügen und auf dem Wege dahin mit einer Abzweigung ein Malpighi'sches Körperchen bilden. Diese Canälchen zeigen sich in metamerer Anordnung. Vom Urnierengange

spaltet sich der MÜLLER'sche Gang mehr oder minder vollständig ab und bleibt als Rudiment auch im männlichen Geschlecht erhalten, indess als Ausleitung des Sperma wieder die Niere dient. Die Ausmündung des Urnierenganges findet in der Cloake statt. Diesen typischen Zuständen der Niere begegnet man auch unter den Modificationen, die in den einzelnen Abtheilungen, besonders hinsichtlich der ausleitenden Wege, znm Vorschein kommen.

Bei den *Gymnophionen* erstreckt sich die Niere als ein schwaches, in Abständen wenig verbreitertes Band zu beiden Seiten der Mesenterieninsertion gleichartig durch die Länge des Rumpfes. Durch eine Vermehrung der Harncanälchen geht die ursprüngliche Metamerie verloren, nnd es treffen dann Grnppen jener Canälchen auf je einen der auch noch an der ausgebildeten Niere erkennbaren Abschnitte. Alle jene Gruppen von Canälchen aufnehmenden Sammelcanälen münden schon von vorn an successive in den Urnierengang. Mit der Vermehrung der Canälchen nimmt anch die Zahl der Nephrostomen zu, welche bei manchen bis zu Tansend sich belaufen mag.

Fig. 303.



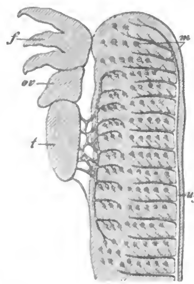
Urogenitalsystem d. Amphibien (Triton). *A* weiblich, *B* männlich. *r* Niere. Auf deren Oberfläche sind die Nephrostomen angedeutet. *sug* Harnleiter. *od* Oviduct. *m* MÜLLER'scher Gang. *ve* Ausführgänge der Hoden. *t* Hoden. *ov* Eierstock. *up* Urogenitalmündung. (Schema.) (Theilweise nach SPENGEL.)

Minder dentlich ist die Metamerie der Niere der *Urodelen*, welche sich auch hier in großer Ausdehnung findet, aber den Beginn einer Sonderung in einen vorderen schmalen und einen hinteren, dem Becken genäherten nmfänglicheren Abschnitt in verschiedenen Stadien zum Vollzug bringt. Auch im Verhalten zum Peritoneum bestehen einige Verschiedenheiten, indem bei einem Theile der Urodelen (Menobranchus, Menopoma nnd Siren) die Niere auch eine dorsale Peritonealbekleidung besitzt, so dass sie wie an einer Art Mesenterium hängt. Bezüglich der Structur gelten die oben vorangestellten Einrichtungen mit einer Fortdauer der Nephrostomen als Regel, aber die Sammelröhren treten nur bei Perennibranchiaten direct je in die benachbarte Strecke des Urnierenganges, während bei den übrigen dieses Verhalten nur bei den Männchen am vorderen Abschnitt der Niere sich findet. Dies steht im Zusammenhang mit der erlangten Beziehung dieser vorderen Abschnitte der Niere zu den Keimdrüsen, so dass dieser Theil als Geschlechtsniere von der hinteren, der Beckenniere, unterschieden wurde (Fig. 303). Beim männlichen Geschlecht treten die Sammelröhren der Beckenniere, auf längerem Wege die vorderen, auf

kürzerem die hinteren direct zum Endstück des Urnierenganges, so dass hier bis zu diesem Stück eine Trennung des Weges für das Secret der Beckenniere sich ausspricht. Es bleibt dadurch eine bedentende Strecke des Urnierenganges, die als Harn- nnd Samenleiter fungirt, vorwiegend der Ausfuhr des Sperma überlassen. Diese Sonderung kann sich in einzelnen Fällen auch vollständig vollziehen, indem die Sammelröhren der Beckennieren sich zu einer selbständigen Mündung vereinigen. Aber dann ist doch die Geschlechtsniere der Harnsecretion nicht entfremdet, und in ihr erhalten sich gemeinsame Wege für Sperma und Harn.

Die *Anuren* zeigen in Anpassung an die Körperform eine gedrängtere Gestalt der Niere, die nur bei einzelnen eine im Zusammenhalte mit der Breite bedeutende Ausdehnung in die Länge besitzt. Mit der wieder einheitlicheren Gestaltung des Organs kommt die bei Urodelen sich vollziehende *Trennung eines sexuellen Abschnittes* nicht mehr zu so deutlicher Ausbildung, wenn auch die Verbindung der männlichen Keimdrüse mit den Harnorganen, wie wir sehen werden, noch fortbesteht. Die Structur wird von den ursprünglichen Zuständen beherrscht, unter Fortdauer der Nephrostomen, welche in verschiedener Ausbildung, zuweilen in Querreihen angeordnet, zu treffen sind (Fig. 304). Der meist am lateralen Nierenrande sich hinziehende Urnierengang erstreckt sich bei manchen, wohl in Gemäßheit seines ursprünglichen Zusammenhanges mit der Vorniere, über das Vorderende der Niere hinaus, um da blind zu enden (Bombinator, Discoglossus). Immer nimmt er auf seinem Wege längs der Niere die meist in regelmäßigen Abständen aus letzteren tretenden Sammelröhren auf, zu welchen die gewundenen Harncanälchen sich vereinigen. Darin knüpfen die Anuren an niedere Zustände an, von denen die Urodelen durch die an der Niere aufgetretene Sonderung sich wenigstens im männlichen Geschlechte entfernt hatten.

Fig. 304.



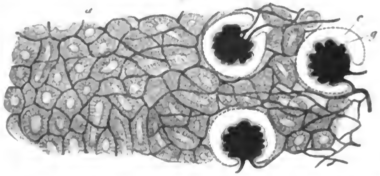
Urogenitalsystem von Bufo. *ug* Urnierengang. *m* MALPIGHI'sche Körper. *t* Hoden. *ov* Ovar. *f* Fettkörper. (Nach SPENGEL.)

Die *Sonderung der Harn- und der Samenwege* macht sich aber auch bei den Anuren geltend, und zwar in zweifacher Art. *Einmal* in der Niere, indem nur der vorderste Theil der Niere Vasa efferentia des Hodens empfängt, die durch ein weites Harncanälchen zum Urnierengange sich fortsetzen (Bombinator) und auch in diesem Wege ganz von der Niere sich getrennt haben können (Alytes). Die *andere Sonderung* betrifft den Harnsamenleiter, welcher bei manchen nur aus dem vorderen Abschnitt der Niere deren Sammelröhren aufnimmt, indess die des hinteren zu einem zuletzt in den Harnsamenleiter mündenden Harnleiter sich vereinigen (Discoglossus), oder alle Sammelröhren der Niere gehen in einen

solchen Harnleiter über (Alytes), und dann ist dem Urnierengang bis aufs letzte Ende die Harnabfuhr abgenommen worden.

In der Structur der Amphibienniere giebt sich gegen die Selachier darin ein Fortschritt zu erkennen, dass die Längsverbindungen der Harncanälchen, welche wir im Zusammenhange mit den stets in der Nähe angelegten primären MALPIGHI'schen Körperchen von einem Cölom-Recessus ableiteten (s. oben), nicht mehr zur Ausführung gelangen. Die MALPIGHI'schen Körperchen bewahren aber allgemein noch eine der ventralen Nierenoberfläche benachbarte Vertheilung und sind dabei nicht selten sehr deutlich in Längsreihen geordnet, in welchen manche unmittelbar an einander stoßen (z. B. bei Salamandra, Fig. 305). An den Nephrostomen ist zuweilen eine Concrescenz zu beobachten, indem zwei Canäle von einem Trichter abgehen, oder es ist sogar die Mehrzahl in einer Grube vereinigt (Rana).

Fig. 305.



Aus einem Schnitte durch die Niere von Salamandra maculosa mit injicirten Blutgefäßen. *a* Harncanälchen, meist auf dem Querschnitt. *c* MALPIGHI'sches Körperchen. *g* Glomerulus.

Die Blutgefäße umspinnen die Harncanälchen mit einem dichten Netze (Fig. 305), in welches die aus den Glomerulis kommenden Arterienstämmchen übergehen. Die Glomeruli selbst füllen nur einen Theil der Kapsel aus, so dass der nicht unbeträchtliche Raum noch frei bleibt (*c*). Es ist also hier das bei der Phylogenese abgeschnürte Cölom noch in bedeutender Verbreitung in der Niere.

Eine Lappenbildung der Nierenoberfläche wird, wo sie vorkommt, durch aufgelagerte Blutgefäße bedingt. Das Verhalten der Harncanälchen lässt in Bezug auf Weite und Beschaffenheit des Epithels mehrere (4) differente Strecken wahrnehmen, welche für die Niere charakteristisch bleiben und eine Differenz der Function zum Ausdruck bringen.

Über den feineren Bau s. HEIDENHAIN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. X.

Den Harnorganen gesellt sich zunächst functionell ein neues Organ zu, welches von der ventralen Wand der Cloake *gegenüber den Mündungen der Urnierengänge* als blasenartige Ausbuchtung entsteht, der bereits bei der Cloake gedacht ward. Sie wird in der Regel mit klarer Flüssigkeit gefüllt getroffen, die wahrscheinlich das Nierensecret ist und das Organ als *Harnblase*, *Harnsack* bezeichnen ließ. In der Füllung zeigt das Organ eine bedeutende Ausdehnung in der Bauchhöhle, bis in deren vordere Region es sich erstrecken kann. Bald ist es länglich (Cöcilien und manche Urodelen, sehr lang bei Menobranchus, auch bei Proteus) oder rundlich, bald mehr in die Breite entfaltet (viele Anuren) oder nach vorn in zwei Hörner fortgesetzt (Salamandra, Triton, Spelerpes).

In der Form der Harnblase zeigen die Cöcilien die Eigenthümlichkeit, dass immer zwei nicht neben einander gelagerte, sondern divergent verlaufende Zipfel wahrnehmbar sind. Auch darin liegt eine Anpassung an die Körperform. Die

Ausdehnung des hinteren Zipfels ist sehr verschieden, während der vordere sich constant hält.

Hinsichtlich der Bedeutung der *Harnblase* herrscht noch ziemliche Unsicherheit, sowohl in morphologischer als physiologischer Beziehung. Wir wissen noch nichts von der Phylogenese des Organs, wir können auch durch die Vorstellung nicht ganz befriedigt sein, dass es ein »Receptaculum urinae« ist. Die bedeutende Füllung der Blase selbst bei Individuen, denen man eine Wasseraufnahme lange Zeit vorenthält, wie es mit Salamandra leicht ausführbar ist, lässt vermuthen, dass jener Ansammlung von »Harn« noch etwas Anderes zu Grunde liegen wird.

C. Bidder, Vergleichend anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat 1846. C. L. Duvernoy, Fragm. sur les organes génito-urinaires des Reptiles. Mém. Acad. des sc. Savans étrangers. Paris 1851. v. Wittich, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. IV. Goette, Unke op. cit. Leydig, Fische und Reptilien op. cit. Fürbringer, Zur Entw. der Amphibienniere. Morph. Jahrb. Bd. IV. Wichtigste Schrift: Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zoolog. Inst. zu Würzburg. Bd. III. 1876.

Neugestaltung der Niere bei den Amnioten (Sauropsiden).

§ 366.

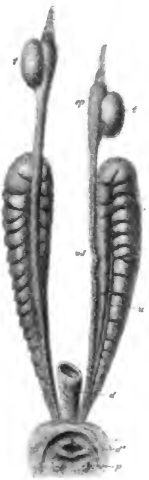
Es ging in den unteren Abtheilungen bereits an der Urniere eine Veränderung vor sich durch voluminösere Entfaltung des hintersten Abschnittes derselben, so dass der Schwerpunkt der secretorischen Leistung auf diesem ruhte. Dieser Abschnitt bildete den am spätesten ausgebildeten Theil der Niere, wie ja die gesammte Entwicklung des Excretionsorgans von vorn nach hinten fortschritt. So ergab sich bereits bei den urodelen Amphibien die Sonderung ausgeprägt, welche für die *Amnioten* bedeutungsvoll wird, indem sie bei diesen zeitlich wie räumlich eine Neugestaltung des Excretionsorgans hervorruft. Für diese bieten sich bei den *Sauropsiden* in wesentlichen Punkten übereinstimmende Verhältnisse, die auch die Ausführwege betreffen, indess bei den *Mammalia* manches Neue zur Ausführung gelangt, ohne dass den Vorstufen einige Dauer zukommt. Wir werden daher hier einer verkürzten Entwicklung begegnen.

Das dadurch entschiedene Geschick der Urniere, welches dieselbe größtentheils dem Untergange zuführt, wird schon, wie früher bemerkt (s. oben), aus der Anlage des Organs klar, insofern ihre Canälchen nicht mehr in offener Communication mit dem Cölom sich bilden und bei den später entstehenden sogar kein Zusammenhang mit dem Cölomepithel mehr nachweisbar ist. Darin erkennen wir eine Vermittlung mit dem Aufbau der späteren Excretionsorgane. Von der Urniere tritt aber ein Abschnitt noch bei den Amnioten in Verbindung mit der männlichen Keimdrüse, und dieser Theil erhält sich mit Aufgabe der excretorischen Function fort, er wird uns daher bei den Geschlechtsorganen wieder begegnen.

Der Rücktritt der Urniere aus ihrer excretorischen Function und die daran geknüpfte Rückbildung erfolgt bei *Reptilien* erst längere Zeit nach dem Verlassen des Eies. Bei Lacerta, wo diese Verhältnisse bis jetzt am genauesten bekannt sind,

erstreckt sich die Dauer jenes Organs bis über den ersten Winterschlaf, während welcher Zeit eine neue Differenzirung begonnen hat. Bei den *Vögeln* erscheint dieser Vorgang in einer kürzeren Frist (SEDGWICK), indem er bereits in der Embryonalperiode sich vollzieht. Es liegt aber hier, in Vergleichung mit Lacerta, eine verkürzte Entwicklung vor. Vom Endabschnitte des Urnierenganges geht erst medial, dann hinter dem letzteren gelagert ein Canal ab, den wir seiner späteren Bedeutung entsprechend als *Harnleiter* oder *Ureter* bezeichnen. Die Function der Ausleitung des Harnsecrets wird hier zum ersten Mal durch ein gesondertes Gebilde besorgt, während bei den Anamnia der Urnierengang selbst oder (wie bei manchen Urodelen) Sammelgänge der Urniere damit betraut waren. In der terminalen Umgebung der Ureteranlage sich sammelnde Zellmassen, die aus dem Cölomepithel sprossende Stränge darstellen (BRAUN), bilden die Anlagen der Harncanälchen, welche mittels weiterer Sammelröhren mit dem Ureter sich in Communication setzen. Minder deutlich ist jene Beziehung zum Cölomepithel bei den Vögeln erhalten, wie wenigstens vom Hühnchen angegeben wird. Die fernere Ausbildung dieser Canälchen unter Vermehrung ihrer Zahl und Vereinigung in Sammelröhren, sowie die terminale Verbindung der Canälchen mit MALPIGHI'schen Körperchen lässt endlich die sogenannte *bleibende* oder *Dauerniere* entstehen. Durch diese wird die Urniere in ihrer Function abgelöst.

Fig. 306.



Urogenitalapparat eines Monitor. *t* Hoden. *ep* Nebenhoden. *vd* Vas deferens. *u* Ureter mit der Niere. *d* Darm. *d'* Darmmündung in die geöffnete Cloake. *p* Papille mit Urogenitalmündung.

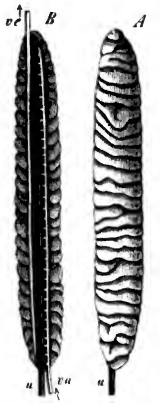
Die Dauerniere sondert sich also bei den Sauropsiden aus der Urniere, ist ursprünglich ein Theil derselben, insofern der Harnleiter aus dem Urnierengange entsteht. Eine gewisse Summe von Harncanälchen, die man sich in einem primitiven Zustand mit dem Urnierengange in Zusammenhang tretend vorstellen mag, gelangt nicht mehr direct mit diesem, sondern mit einem Abkömmling desselben, eben dem Ureter, in Communication und formt eine neue Niere (*Metanephros*, BALFOUR), die in gewissem Sinne eine Abspaltung von der Urniere ist.

Diese *Neugestaltung des excretorischen Apparates* der Cranioten ruft uns dessen Anfänge ins Gedächtnis und lässt uns eine Serie von Bildungen erblicken, die alle vom Kopfe her caudalwärts sich entfalteten, alle von einem gemeinsamen, von den Acraniern erworbenen Typus beherrscht. Wir finden diesen in der *Vorniere*, die bis auf einen kleinen, ins Oviduct übergehenden Theil dem Untergang verfällt, nachdem in mehr oder minder dichtem Anschluss daran eine neue Serie von

excretorischen Canälen sich gebildet hatte, aus denen die *Urniere* sich aufbaute. Auch dieses war nur in den niederen Abtheilungen der Cranioten eine dem Organismus während seiner Lebensdauer dienende Leistung; auch sie tritt die Rückbildung an, indem aus ihrem letzten Abschnitt ein *neues Excretionsorgan* als Dauerniere der Amnioten sich gesondert hatte. Was von ihr erhalten bleibt, ist ihr durch Dienste für den Geschlechtsapparat längst entfremdet worden.

Die Reptilien besitzen die Nieren als mehr oder minder compacte Organe, welche die aus dem Ort ihrer Entstehung entsprungene Lage weit hinten in der Bauchhöhle oder in der Beckenhöhle in der Regel bewahren. Lappenähnliche Vorsprünge bieten sie bei manchen *Lacertiliern*, z. B. bei Varanus, auch Verschmelzungen der beiderseitigen kommen streckenweise vor; bei Lacerta, Iguana u. a. am hinteren Ende. Ebenda nicht selten erstrecken sich die Nieren in die Schwanzregion.

Fig. 307.



Niere von Python bivittatus. *A* von der Vorderfläche, *B* von der Hinterfläche. *u* Ureter. *va* Vena renalis advehens. *vc* Vena renalis revehens.

Bei den schlangenartigen Sauriern sind sie bezüglich der Ausdehnung nach vorn zu nicht symmetrisch (Anguis), aber doch sonst jenen der übrigen Saurier ähnlich, während bei den *Schlangen* zwischen den beiderseitigen eine Verschiebung der Lage sich derart geltend macht, dass die eine sogar *vor* der anderen sich findet. Diese Anpassung an die langgestreckte Körperform verbindet sich mit einer anderen, die wohl aus der hohen Beweglichkeit des Körpers dieser Reptilien entsprang, indem die Nieren in breite, allerdings nicht völlig getrennte Läppchen gesondert sich darstellen, welche gegen einander verschiebbar sind. Compactere rundliche Massen stellen sie dagegen bei den *Schildkröten* vor, lassen aber gleichfalls eine Läppchenstructur wahrnehmen, zuweilen auch größere Vorsprünge, die durch Einschnitte getrennt sind. In länglicher Form treten sie wieder bei den *Crocodilen* auf, meist mit einer mittleren Verbreiterung.

In ähnlicher Lagerung finden wir die Nieren der *Vögel*. An Umfang wie an Gestalt sehr verschieden, nehmen sie die Concavität des ansehnlichen Sacrums ein, dessen Form sie angepasst erscheinen, und bieten dementsprechende Modificationen dar. Bald nach vorn, bald nach hinten entfalten sie die größere Breite. Obwohl gewöhnlich von einander getrennt, nähern sich häufig ihre medialen Ränder (bei den meisten Passeres) und können mit diesen, wie bei Sauriern, distal am häufigsten verschmelzen, was sogar in der ganzen Länge der Organe stattfinden kann. Eine Sonderung in größere, Lappen bildende Abschnitte, deren in der Regel drei von verschiedenem Umfange bestehen, ist sehr verbreitet, kommt aber nicht allgemein zu deutlichem Ausdruck.

Der *Harnleiter* ist je nach der Lage der Nieren von verschiedener Länge, am beträchtlichsten lang bei den *Schlangen*, wo er längs der Niere sich sammelt und hier die weiten Sammelröhren aufnimmt. *Schildkröten* und *Crocodile* zeigen diese wie Fortsätze des Ureters, welche aus der Substanz der Lappenabschnitte der Niere hervortreten (Joh. Müller). An der Vorderfläche der Niere bis gegen deren Mitte verläuft der Ureter bei den *Vögeln*, zuweilen eine Strecke weit in die Substanz der Niere eingebettet.

Bezüglich der Uretermündung bestehen ziemlich übereinstimmende Verhältnisse. Die ursprüngliche Verbindung mit dem Urnierengange, aus dem er sich gesondert hatte, bleibt bei den meisten bewahrt, indem bei den männlichen *Eidechsen* und *Schlangen* Ureter und Vas deferens in der Regel auf einer paarigen Urogenitalpapille in die Cloake münden, indess bei den Weibchen der Ureter vor seiner Ausmündung noch einen blindendigenden Canal aufnimmt, welcher nichts Anderes ist als das Rudiment eines Urnierenganges (Braun). Dieses scheint bei *Schildkröten* und *Crocodilen* verschwunden zu sein, und jedem Ureter kommt bei den Weibchen eine discrete Mündung mit einer Papille zu, während bei den Männchen die mit dem Vas deferens gemeinsame Ausmündung fortbesteht.

Für die *Structur der Niere* haben sich in der gestreckten Gestalt des Organs bei manchen *Schlangen* einfachere Verhältnisse erhalten, in welchen die Lappenbildung als das Resultat der Gruppirung der Sammelcanäle und deren Anordnung am Ureter, aber dabei doch der Zusammenhang dieser meist auf einer Seite der Oberfläche recht ausgeprägten Läppchen unter einander sich erkennen lässt. An diese Zustände schließen sich auch, so weit bekannt, die schlangenähnlichen *Saurier* an, z. B. Anguis, während bei den anderen in den gedrängteren Nieren complicirtere Verhältnisse obwalten. Wie meist schon an der Oberfläche der Nieren bemerkbar ist, geben die in der Niere sich vertheilenden und fiederblattartig mit Harncanälchen besetzten Sammelröhren ein charakteristisches Bild. Ähnliche Structuren bieten sich auch bei den übrigen Sauropsiden. Verzweigte Sammelröhren durchziehen die Niere der Schildkröten und Crocodile, auf ihrem Wege Harncanälchen aufnehmend und dadurch größeren und kleineren Abschnitten entsprechend, die oberflächlich eine Lappenbildung hervorrufen. Überaus zierlich ist das Bild, welches durch die biseriale Aufreihung der Harncanälchen an den ebenfalls ramificirten Sammelröhren der Vogelniere sich darstellt, wobei, wie auch bei den letztgenannten Reptilien, die Oberfläche der Niere in ramificirte und vielfach gewunden erscheinende Strecken, die man auch als Läppchen betrachtet hatte, zerlegt wird.

Das Secret der Niere kommt bei den Sauropsiden in Form weißlicher Concremente, die eine breiige Masse bilden, zum Vorschein und wird oft schon in den Harncanälchen angetroffen, die durch diese natürliche Füllung dem bloßen Auge leicht kenntlich sind. Wie es sich dabei mit dem die Harnblase füllenden Fluidum verhält, ist nicht sichergestellt, obwohl es bei Schildkröten als Harn nachgewiesen ist. Es käme also bei diesen auch zur Abscheidung flüssigen Harns.

S. Joh. Müller, De glandul. sec. structura (op. cit.), ferner: Leydig, Histologie und Saurier (op. cit.). Manches Histologische bei Heidenhain (l. c.). C. G. Hüfner, Zur vergl. Anat. u. Phys. der Harncanälchen. Diss. Leipzig 1866.

Die Anlage der Niere am hinteren Ende des Urnierenganges hat bereits Leydig (Saurier) bei Lacerta gesehen und als Sprossung bezeichnet.

Bezüglich des Baues der Harnleiter ist die, wie es scheint, allgemein bestehende glatte Muskulatur hervorzuheben, in welcher eine circuläre Schicht von Mächtigkeit

ist. Dadurch erlangt die Wandung besonders bei Schildkröten, aber auch bei Schlangen eine ziemliche Mächtigkeit.

Die größeren Lappenbildungen der *Niere der Vögel* beschränken sich selten auf zwei, wie bei Dromaeus. Enten, Tauben, Hühner, Möven, Kraniche und Störche wie die Accipitres sind durch drei Lappen ausgezeichnet. Ungelappt ist die Niere bei Sitta. In distaler Verschmelzung bei Passerinen und einzelnen anderen Abtheilungen (Ardea, Psophia). In der ganzen Länge zusammenhängend bei Colymbus. S. TIEDEMANN, NITZSCH u. A.

Eine Verschmelzung der beiden Harnleiter zu gemeinsamer Mündung ist bei Lophura amboinensis angegeben (BUDGE).

Das bei den Amphibien als *Harnsack* (*Harnblase*) bezeichnete Organ entfaltet sich bei den Amnioten sehr frühzeitig zu bedeutendem Umfange und bildet während der Embryonalperiode ein für die Entwicklung des Embryo wichtiges Gebilde, welches durch den Hand in Hand mit der Amnionbildung längere Zeit hindurch ausstehenden Abschluss des Cöloms vermittels der Bauchwand sich über die Leibesanlage hinaus erstreckt. Es nimmt seine Entstehung von der gleichen Stelle wie bei den Amphibien, gewinnt durch seine Ausdehnung neue Beziehungen und wird *Allantois* benannt.

Durch ihre Ausdehnung außerhalb des allmählich den Körper umschließenden Amnion gelangt die Allantois bei den Sauropsiden in einem gewissen Entwicklungsstadium zur Ausbreitung innerhalb der Schale des Eies, dicht an der Innenfläche des letzteren, während eine engere, die Verbindung mit der Cloake vermittelnde Strecke mit der allmählich zum Abschluss gelangenden Bauchwand vom Nabel aus in die Bauchhöhle verläuft. Die schon bei Amphibien auf deren Harnblase sich vertheilenden Blutgefäße, von denen die Arterien von der Beckenarterie stammen, die Venen ihren Rückweg an der Innenfläche der Bauchwand zur Leber nehmen, gehen an der Allantois eine reiche Vertheilung ein. So bildet sich in der Allantois ein bedeutendes Blutgefäßnetz, welcher Zustand sie wegen der rothen Farbe früher »Membrana erythrodes« benennen ließ. Durch ihre Ausdehnung wird sie zu einer Hülle des Embryo, durch ihre Lage unter der Eischale vermittelt sie den Anstausch von Gasen und dient so der Athmung. Das aus dem embryonalen Körper der Allantois zugeführte Blut kehrt als sauerstoffreicheres zum Körper zurück. *Die Allantois ist das Athmungsorgan des Embryo.*

Diese Zustände sind in Vergleichung mit den Amphibien ohne Vermittelung, ebenso wie die Bildung des Amnions uns in ihren phylogenetischen Anfängen unbekannt ist. Aber die Allantois — wie wir nun das ausgebildete Organ heißen — knüpft unmittelbar an die Amnionbildung an, die für sie eine Bedingung darstellt.

Mit dem Ablaufe des fötalen Lebens ist die Function der Allantois bei den Sauropsiden beendet, und sie erfährt demgemäß eine Rückbildung. Allgemein schwindet der periphere Abschnitt, wobei die Blutgefäße sich allmählich von ihm zurückziehen. Auch der innerhalb der Bauchhöhle befindliche Abschnitt geht bei Schlangen, Crocodilen und auch manchen Sauriern und bei den Vögeln zu Grunde, während er bei den meisten *Sauriern* und allen *Schildkröten* erhalten bleibt. Er bildet unter Erweiterung seines Binnenraumes die mit engerem Halse in die Cloake

mündende Harnblase, welche der Genese gemäß jener der Amphibien nicht vollständig homolog ist. Sie ist nur aus einem Theile der Allantois entstanden, während sie bei den Amphibien der ganzen Allantois entspricht.

Die Genese aus dem an der Innenfläche der Bauchwand sich erstreckenden Allantoisstiele bringt die Harnblase der Reptilien in engere Beziehungen zur Bauchwand. Jener Stiel lagert sie bei Eidechsen derart an, dass nur die entgegengesetzte Oberfläche eine Peritonalbekleidung erhält, während sie bei Schildkröten durch eine Peritonealfalte an die Beckenwand befestigt wird. Ihre Form ist verschieden, bald länglich, wie bei Anguis, oder rundlicher, oder auch in die Breite entfaltet, wie bei manchen Schildkröten. Ihre Einmündung in die Cloake findet sich an der vorderen Wand der letzteren, meist in der gleichen Höhe mit den Öffnungen der Ureteren. Diese jedoch liegen bei manchen Schildkröten etwas höher.

Für die Entfaltung der Allantois zu einer mächtig ausgedehnten Blase wird phylogenetisch die Anpassung der Organe an die größere Menge während der Entwicklungsperiode abgesonderten Harns in Geltung betrachtet werden müssen. Die Allantois wird, bevor sie eine andere Function übernimmt, bei Steigerung der an sie gestellten Anforderungen von Seite der primitiveren Function an Ausdehnung zunehmen. Diese Zunahme steht aber in Zusammenhang mit der längeren Entwicklungsdauer, welche an den Dotterreichthum des Sauropsiden-Eies geknüpft ist. Auch mit der *Amnionbildung* dürfte insofern ein Causalnexus anzunehmen sein, als diese von einem Einsinken der Embryonalanlage gegen den allmählich verbrauchten Dotter zu und einer daraus resultirenden Faltung nicht befriedigend sich ableiten lässt, denn jene Bedingung ist ja schon bei Selachiern gegeben. Dagegen ist in dem Auftreten der Allantois und deren Entfaltung nach außen zwischen dem Dottersack und der primitiven Leibeswand ein Umstand zu sehen, welcher die Anfänge der Amnionbildung wird hervorrufen können.

Die Entstehung der Allantois aus der Darmwand lässt auch die mit der letzteren im Wesentlichen übereinkommende Zusammensetzung der Harnblasenwand verstehen. Auf die mit Cylinderepithel überzogene Schleimhaut folgt eine bei Schildkröten etwas mächtigere glatte Muskelschicht, in welcher die sonst mehr unregelmäßigen Züge gegen den Hals hin eine stärkere Ringlage bilden.

Unter den *Lacertiliern* fehlt die Harnblase bei den Amphisbänen und Monitoren, soll auch manchen aus anderen Abtheilungen abgehen. Doch dürfte sie für manche, denen sie fehlen sollte, gefunden werden, wie das bei Calotes der Fall ist.

Bei den *Vögeln* ist ein temporäres Bestehen einer Harnblase bekannt. So bei Hühnern, wo sie nach dem Verlassen des Eies als eine blasenförmige Erweiterung der Urniere gefunden wird und noch beinahe ein Jahr lang als ein kleines, vor dem Enddarm liegendes Bläschen besteht (Meleagris, Gallus). Bei den Accipitres soll ihr Rudiment in die Cloakenwand aufgenommen werden.

F. J. C. Mayer, Neue Untersuchungen aus d. Geb. d. Anatomie u. Physiologie. Bonn 1842. S. 28.

Herrschaft der Dauerniere (Säugethiere).

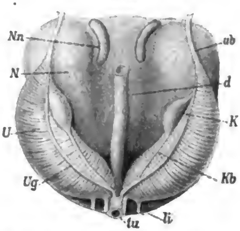
§ 367.

In noch engere zeitliche Schranken, als wir es bei Reptilien sahen, ist die Urniere bei den Säugethieren zurückgedrängt, indem sie ihre Function als

Excretionsorgan nur in einem frühen Abschnitte der Fötalperiode leistet. Was von ihr sich später in Ausbildung oder als Rudiment forterhält, steht in Beziehungen zum Geschlechtsapparate, bei welchem diese Verhältnisse Darstellung finden.

Die Urniere wird also frühzeitig durch die sogenannte bleibende oder *Dauerniere* in ihrer Function abgelöst. Die Entstehung dieser Niere knüpft an die Sauropsiden an, und das Auftreten der Ureter erfolgt auch hier vom Urnierengange aus, wofür immer mehr Beobachtungen zu Tage kommen. Indem auch bei den Säugethieren der Urnierengang in der Cloake ausmündet, ergiebt sich für die primitiven Zustände eine Übereinstimmung mit den niederen Abtheilungen. Durch Änderung der Mündung werden jedoch bald neue Einrichtungen eingeleitet. Die Mündung tritt allmählich von der Cloakenwand auf die von der Cloake ausgehende Allantois resp. an den Stiel derselben, den Urachus. Mit einer vollständigen Sonderung der Ureter vom Urnierengange münden dann beide getrennt in einen Abschnitt des Urachus aus.

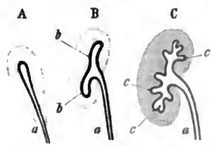
Fig. 308.



Anlage des Urogenitalorgans des Schweines. *U* Urniere. *Ug* Urnierengang. *K* Keimdrüse. *d* Enddarm. *N* Dauerniere, hinter der Urniere emportretend. *Nn* Nebennieren. *ab* Zwerchfellband der Urniere. *Kb* Keimdrüsenband. *li* Leitband der Urniere. *tu* Urachus mit den beiderseitigen Nabelarterien.

An der Anlage des Ureters oder Nierenganges hat sich das blind geschlossene Ende sehr frühzeitig erweitert und wird von Zellmassen umgeben, deren Abstammung vom Mesoderm nicht zweifelhaft ist. Ob diese Zellmasse wie bei Reptilien von der Cölomwand sich herleiten lässt, ist ungewiss, und es ist wahrscheinlich, dass sie nicht mehr so direct wie in niederen Abtheilungen von dort ausgeht. Dadurch würde nur eine größere Entfernung vom primitiven Zustande ausgedrückt, aber nicht ein Gegensatz zu demselben. Von jener Zellmasse erfolgt die Sonderung des secernirenden Theiles der Niere, während vom Nierengange selbst durch Sprossung Sammelröhren verschiedener Ordnung hervorgehen, welche sich schließlich mit den secretorischen Canälchen verbinden. So entsteht das Organ, an welchem durch Vermehrung der Windungen der Canälchen an der Peripherie eine corticale Partie zur Sonderung von den mehr nach innen zu gelegenen, einen geraden Verlauf einschlagenden Sammelröhren verschiedener Ordnung gelangt. Die letzteren münden dann in den erweiterten, mehr oder minder von der Niere umschlossenen Anfang des Nierenganges, welcher zum **Nierenbecken** wird, indess die Fortsetzung des Ganges den **Ureter** (Harnleiter) bildet.

Fig. 309.



Schema für die Sprossung der Niere. *a* Nierengang. *b* Becken. *c* Kelch. Das Schraffirte Anlage des drüsigen Theils.

Wie die Urniere bei niederen Wirbelthieren das einzige Excretionsorgan bildet und *die einzige Niere ist,* wenn sie auch zum Geschlechtsapparat engere Beziehungen gewonnen hatte, so ist sie es auch bei den Säugethieren, denn die Dauerniere ist nur ein Abkömmling der Urniere, ein erst später *entstehender Theil derselben.* Die auf Grund der Verbindung mit den Gonaden entstandene Trennung der Urniere, lässt den zur Dauerniere bestimmten Theil der Urniere relativ spät zur Entfaltung gelangen. Man sagt daher: die Dauerniere entwickelt sich aus der Urniere, und dieses geschieht, sagen wir, weil sie ursprünglich ein Theil der Urniere selbst ist. Schon bei den Amphibien zeigt sich der Beginn dieser Verschiebung, indem die Urniere sich distal vergrößert und diesen Abschnitt als den für die Nierenfunction bedeutendsten erkennen lässt. Auch die Reptilien lassen eine Zunahme erkennen, aber erst bei den Säugern geschieht durch die zeitliche Trennung ein wichtiger Schritt der Differenzirung, wobei *das gesammte histologische Material der Dauerniere ontogenetisch zusammengezogen* von der Urniere ausgeht. Die Entfernung der Säugethiere von Sauropsiden und von Amphibien lässt das Fehlen vermittelnder Stadien auch in der Entstehung der Nieren verstehen.

Die Betheiligung zweier scheinbar differenter Bildungen am Aufbau der Niere ist zur sicheren Abgrenzung gelangt, und, so weit wir sie jetzt kennen, ergeben sich einige Verschiedenheiten von niederen Zuständen. Der Hauptpunkt liegt darin, dass bei den Säugethieren alle Ausführwege inclusive der verschiedenen Sammelröhren von dem Nierengange, also mittelbar vom Urnierengange abgeleitet werden, während die secretorischen Harncanälchen aus dem Zellmateriale entstehen, welches wir mit den Canälchen der Urniere vergleichen konnten. Nun sind aber bereits in der Urniere der Amphibien Sammelgänge gebildet, so dass im Allgemeinen jenen diese Art der Ausführwege nicht fremd ist. Aus dem bei den Säugethieren beobachteten Vorgang der Betheiligung des Nierenganges an den Sammelröhren ergiebt sich, dass die letzteren nicht den gleichnamigen Bildungen der unteren Abtheilungen homolog sind. Dadurch kommt der Säugethierniere ein anscheinend neues Verhalten der Ausführwege zu.

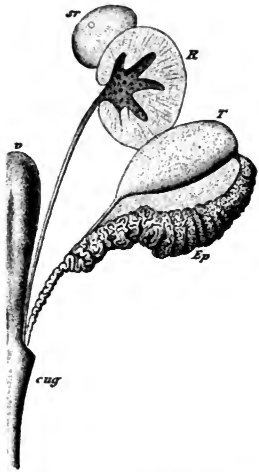
Über die Entwicklung der Niere s. von neueren Arbeiten: KUPFFER, Arch. f. mikr. Anat. Bd. I. TOLDT, Sitzungsberichte der K. Acad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturw. Classe. Bd. LXIX. Abth. III. RIEDEL, Untersuchungen aus dem anat. Inst. zu Rostock 1874. KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1879. MIHALKOVICZ, op. cit. K. RIEDE, Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. Diss. München 1887.

Die sehr frühzeitig zur Ausbildung gelangende *Niere* tritt hinter die sich rückbildende Urniere und entfernt sich unter Verlängerung des Ureters weiter als bei den meisten Sauropsiden vom Becken, indem sie die Lumbalregion einnimmt. Die im Ganzen gedrungenere Gestalt des Organs, entsprungen aus der Anordnung der secretorischen Theile zu den Ausführwegen an einem zu dem Hilus in den nach außen sich öffnenden Sinus, bildet einen hervorstechenden Charakter der Säugethierniere. Der Ausführweg, wie er im Ureter besteht, nimmt nicht mehr seinen Weg längs des Organs, wie bei den Sauropsiden, sondern sammelt wie von einem Punkte aus die ihm untergeordneten Bahnen, die im Speciellen wieder sehr

mannigfache Befunde darbieten. Dieses Verhalten ist schon bei den *Monotremen* ausgeprägt, besitzt aber hier noch manche an die Reptilien erinnernde Zustände.

Bei Ornithorhynchus erweitert sich der Ureter in der Niere zu einem bedeutenden Raume, dem *Nierenbecken*, dessen Wand von größeren und kleineren Öffnungen in unregelmäßiger Gruppirung durchsetzt wird. Die Öffnungen führen sämmtlich in verschieden weite Canäle, von denen vier bis fünf weitere in divergentem Verlaufe angeordnet sind und wieder Öffnungen in ihren Wänden besitzen (Fig. 310). Zu diesen wie auch zu den anderen direct ins Nierenbecken führenden kleineren Canälen sammeln sich die Harncanälchen. Man hat also hier eine Verzweigung der Ausführwege innerhalb der Niere. Bei Echidna verzweigt sich der Ureter, ohne zuvor eine Beckenerweiterung darzustellen. In diesen Zuständen ist zwar ein Hilus als Austrittsstelle des Ureters aus der Niere unterscheidbar, allein es existirt nochkein Sinus gesondert.

Fig. 310.



Urogenitalorgan von Ornithorhynchus. *R* Niere. *sr* Nebenniere. *T* Hoden. *Ep* Nebenhoden. *cug* Canalis urogenitalis. *v* Harnblase. Der Ureter ist in die senkrecht durchschnittene linke Niere geöffnet und bildet den Übergang in den Binnenraum mit den Mündungen der größeren Harncanälchen.

Eine mehr einheitliche Räumlichkeit in der *Fortsetzung des Ureters in die Niere* findet sich in vielen Abtheilungen der Säugethiere verbreitet. In diesem das Nierenbecken bildenden Raum erweitert sich der Ureter, und dieser Stelle gegenüber münden die Sammelgänge der Harncanälchen aus. Der Erweiterung des Nierenbeckens passt sich diese Mündungsstelle an, indem sie ins letztere vorspringt. Sehr wenig finde ich diesen Vorsprung bei Choloepus ausgeprägt. Bedeutender bei Dasypus und der Mehrzahl der Beutelthiere sowie bei Nagern, bei Insectivoren, manchen Carnivoren (Felis) und den Prosimiern. Auch bei manchen Affen (z. B. Cebus) kommt dasselbe Verhalten vor. Der Vorsprung bildet eine *Papille*, die sogar über den Hilus hinaus in den Ureteranfang sich erstrecken kann (Ursina). Die Sammelgänge bilden, in ihr allmählich sich vereinigend, die *Ductus papillares*. Diese Nierenpapille ist der allgemeinen Gestalt der Niere entsprechend höher als dick, kann also als comprimirt bezeichnet werden. An diesen Zustand schließt sich ein anderer, meist mit ihm zusammengeworfener an, der gleichfalls als ein Vorsprung an der dem Hilus zugekehrten Wandfläche des Beckenraumes erscheint. Er stellt sich als eine Längsleiste dar mit mehr oder

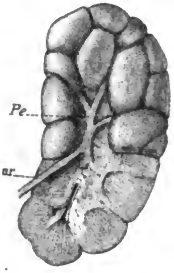
minder concaver Kante. Querschnitte zeigen diesen Befund zwar gleichfalls in Papillenform, und aus einer sich verkürzenden Papille ist diese Form vielleicht auch hervorgegangen, aber sie ist in der That eine *Leiste*, auf welcher die Mündungen der Sammelgänge und ihrer Verbindungen stehen. Manche Carnivoren (Canis) liefern hierfür Beispiele, auch bei Affen (Cynocephalus maimon, Orang) finde ich das Gleiche, und unter den Wiederkäuern bei Capra, Auchenia u. a.

Mit diesem Verhalten ist vom Sinus der Niere aus eine die innere Structur des Organs beeinflussende Veränderung eingeleitet, die mit der *Vertheilung der Blutgefäße* zusammenhängt. Die das Nierenbecken an beiden Seiten begleitenden Gefäße dringen im Grunde des Beckens, also zur Seite der Papille und ebenso der Leiste in die Nierensubstanz ein und sind hier von Bindegewebe, auch manchmal eine Strecke weit von Fettgewebe begleitet. Das Becken endet dann da, wo es die Papille oder Leiste umfasst, nicht mit gleichmäßigem Rande, sondern dieser ist an den Stellen, wo größere Blutgefäße in die Niere eindringen, je in einen Fortsatz ausgezogen. Dazwischen finden sich Einbuchtungen. Die mit einer gewissen Regelmäßigkeit sich vertheilenden Blutgefäße bestimmen die Grenzen von Abschnitten der Nierensubstanz. In den niederen Zuständen ist diese zwar bereits so vertheilt, dass nach der Papille zu die geraden Canälchen verlaufen, die dem Sprachgebrauche gemäß eine *Malpighi'sche Pyramide* darstellen, während in der Peripherie der Niere die gewundenen Strecken der Canälchen die *Corticalsubstanz* zusammensetzen. Diese einheitliche Pyramide bietet aber in ihrer Übergangszone nach der Rinde zu bereits bei einfacher Papille die Spuren beginnender Theilung. Die Contour jener Zone verläuft in vielen Fällen nicht mehr gleichmäßig, etwa concentrisch mit der äußeren Contour der Niere oder parallel mit ihr, sondern zeigt regelmäßige Vorsprünge, indem die Pyramidensubstanz an gewissen Stellen weiter als an anderen sich in die Rindenschicht erstreckt. Das ist auf Längsschnitten schon bei Insectivoren zu sehen, und bei Carnivoren (Felis) sehr deutlich, aber auch überall da, wo eine Nierenleiste besteht. Diese erscheint dann als ein Complex unvollständig von einander gesonderter Pyramiden. Die Blutgefäße nehmen von jenen Grenzen aus ihre Bogenvertheilung zwischen Rinden- und Pyramidensubstanz. In den einzelnen Abtheilungen kommt es so zu einer allmählich fortschreitenden Sonderung, die auch äußerlich zum Ausdruck kommt.

Unter den *Affen* zeigt sich außer den bereits erwähnten Zuständen eine schärfere Trennung der Pyramiden ausgeprägt, auch noch neben leistenförmigen Abschnitten, wobei das Nierenbecken diesen Verhältnissen entsprechend gestaltet ist. Beim *Menschen* bilden die bereits mehr oder minder gesondert entstehenden Pyramiden mit je einem Abschnitte der Rinde höckerförmige Vorsprünge der Oberfläche, welche man nicht ganz zutreffend als »Lappen« bezeichnet hat. Dieser in der Fötalperiode zur Entfaltung gelangende Zustand geht nach der Geburt eine Rückbildung ein, indem die Lappengrenzen nach und nach verschwinden. Aber die Pyramiden erhalten sich mehr oder minder selbständig fort, und jede mündet mit einer Papille in eine Ausbuchtung des Nierenbeckens, die den *Nierenkelch* darstellt. Unter den *Artiodactylen* bieten die *Schweine* die

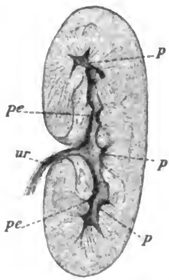
Sonderung in ähnlicher Art, doch sind die zuweilen auf weiten Strecken in einer Leiste verlaufenden Pyramiden von sehr unregelmäßiger Form. Das in der gestreckten Niere in zwei Hauptäste getheilte Becken (Fig. 311 *pe*, *pe*) nimmt mit unregelmäßigen Ausbuchtungen die Papillen oder Leistenabschnitte der Pyramidensubstanz auf, während die Corticalsubstanz sich gleichmäßig über jene hinweg erstreckt. Bei *Bos* hat jede Pyramide mit ihrer Rinde sich nach außen entfaltet, bildet jedoch einen mit den benachbarten zusammenhängenden Vorsprung (Lappen). Zu jedem derselben tritt ein Endast des mehrfach ramificirten Nierenbeckens und nimmt die betreffende Papille auf.

Fig. 311.



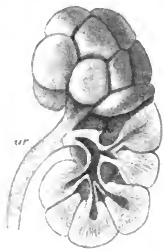
Linke Niere von Bos taurus. *ur* Ureter. *Pe* Nierenbecken. Untere Hälfte im senkrechten Durchschnitt.

Fig. 312.



Linke Niere von Sus scropha im Längsdurchschnitt. *ur* Ureter. *pe*, *pe* Nierenbecken. *p* Papille.

Fig. 313.



Linke Niere von Ursus arctos. Die untere Hälfte im senkrechten Durchschnitt. *ur* Ureter.

Auch von den *Carnivoren* geht eine solche Sonderung aus. Die in der Anlage discreter Pyramiden beginnende Differenzirung (Caniden) schreitet in anderen Familien zur Selbständigkeit dieser Abschnitte vor, indem die Oberfläche sich höckerig gestaltet. Das ist bereits bei den Feliden wahrnehmbar, mehr bei den Hyänen. Daraus entstehen endlich discrete Lappen, die bald in einer Minderzahl (bei Lutra), bald zahlreicher erscheinen (Ursus). *Im letzteren Falle besteht eine vollkommene Selbständigkeit der Lappen (Renculi)*, und das Nierenbecken hat sich in einzelne Äste verzweigt, die zu den Lappen sich vertheilen (Fig. 312). Diese Structur ist bei den *Pinnipediern* auf eine höhere Stufe getreten, und die Zahl der Renculi hat sich erhöht, scheint auch noch während des Lebens zuzunehmen, so dass sie zwischen 69—76 (Allers) bis zu 120—140 (Cuvier) variirt. Eine noch größere Zahl bieten die *Cetaceen*, bei denen die Delphine über 200 Renculi erkennen ließen (Rapp).

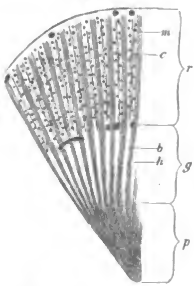
Während in diesen Formen der Nierenstructur eine Concentrirung der Sammelröhren auf eine mehr oder minder beschränkte Stelle statt hat, stehen andere Zustände mit diffusen Ausmündestellen ins Nierenbecken oder davon ausgehende

Räume ihnen gegenüber. Solche finden sich bei *Perissodactylen*. Ein vom Nierenbecken ausgehender, nach zwei Richtungen verlaufender Canal besitzt überall an seinen Wandungen die Mündungen von Sammelgängen (Equus). Eine Anzahl von lappenartigen Höckern complicirt diesen Zustand (Rhinoceros, Hippopotamus) und gelangt auch in der inneren Structur des Organs zum Ausdruck.

Die unvollständig getrennten Lappen bei *Elephas* werden gleichfalls von weiten Canälen durchsetzt, deren Wand überall die Mündungen von Sammelröhren und zwar von verschiedenem Caliber aufweist, so dass dadurch an den von Ornithorhynchus beschriebenen Zustand erinnert wird. So erscheint das Organ bei den Säugethieren in einer bedeutenden Mannigfaltigkeit der Structur, wenn auch die in den Harncanälchen bestehenden secretorischen Theile selbst in differenten Abtheilungen in der Art ihrer Zusammensetzung und auch allgemein in der Anordnung und Sonderung in einzelne Abschnitte Übereinstimmung erkennen ließen. Es sind die Ausführwege, die Art der Gruppirung derselben und die daraus entspringende, mehr oder minder sich vollziehende Sonderung, wodurch jene Mannigfaltigkeit beherrscht wird.

Durch die Beurtheilung der Nierenstructuren von den Ausführwegen her ergiebt sich die *Lappenbildung* der Niere als eine keineswegs rein morphologische Erscheinung, wie sie denn auch in sehr divergenten Abtheilungen der Säugethiere auftritt.

Fig. 311.



Schnitt durch die Niere eines Hundes. *r* Rindenschicht. *g*, *p* Markschicht (*g* Grenztheil, *p* sogenannter Papillartheil derselben, hier auf die Leiste fallend). *h* Bündel von Harncanälchen. *b* Theile des Markes, in welchen Blutgefäßbündel verlaufen. *m* Markstrahlen der Rinde. *c* gewundene Canälchen mit den Glomerulis, an der Grenze zwischen Rinde und Mark sind Strecken größerer Gefäße sichtbar. (Nach Ludwig.)

Im Allgemeinen kommt darin eine Sonderung der Complexe der Harncanälchen in Gruppen oder einzelne Abschnitte zum Ausdruck. Durch die bedeutendere Concentrirung jener Gruppen und die Vereinigung der Mündungen kommt es oberflächlich zu Höckerbildungen, indess im Inneren noch gar keine Sonderung ausgesprochen zu sein braucht, und alle Canälchen zusammen etwa auf einer Papille ausmünden (z. B. bei Felis). Andererseits sind wieder im Inneren bedeutende Veränderungen vor sich gegangen, indem sich die Bildung von Pyramiden vollzog, ohne dass die Oberfläche dadurch zur Lappenbildung veranlasst wurde (z. B. bei Sus).

Im Ganzen betrachtet stellt die Structur der Nieren der Säugethiere ein noch sehr wenig durchforschtes Gebiet dar, in welchem noch sehr viele Punkte fraglich erscheinen. Als übereinstimmend dürfte die Sonderung in *Mark* und in *Rinde* bestehen. Das erstere, wie es in den Pyramiden sich darstellt, bilden die Sammelröhren und deren allmähliche Vereinigung zu den sogenannten »Papillargängen«. Bündel von Sammelröhren strahlen in die Rinde aus (*Markstrahlen*). In der Rinde beginnen die Harncanälchen mit Malpighi'schen Körperchen. Die Anfangsstrecken der Canälchen haben einen gewundenen Verlauf, auf welchem sie einen größeren Durchmesser darbieten. Daran schließt sich ein in die Grenzzone der Pyramide verlaufender engerer Canalabschnitt, der in der letzteren eine *Schleife* bildet. Der rückläufige Theil der Schleife geht

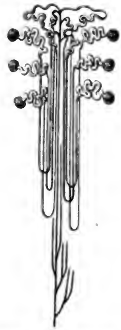
wieder in einen gewundenen Abschnitt über, der sich bald in eine Sammelröhre einsenkt, in welche auch andere sich begeben.

Wenn dieser bei verschiedenen Säugethieren erkannte Befund vielleicht die Grundlage der Structur abgiebt, so ist doch alles Weitere noch offen, und wie weit in den verschiedenen Zuständen der Begriff der Sammelröhren oder der Papillargänge auf Abschnitte der Ausführwege sicht erstreckt, ist ungewiss. Besteht doch schon innerhalb engerer Abtheilungen manche noch nicht aufgeklärte Divergenz, z. B. bei den Primaten. Bei manchen Katarrhinen erstrecken sich vom Nierenbecken aus weitere Canäle in die Niere, welche wie bei Ornithorhynchus verschieden weite Mündungen anderer Canäle aufnehmen. So finde ich es bei Hylobates. Von DÖNITZ wird er in größerer Verbreitung bei jenen Affen angegeben. (Über die Niere der Elephanten. Arch. f. Anat. u. Phys. 1872.)

Bedeutende Verschiedenheit bietet auch der *Hilus* der Niere, welcher nicht selten seine Lage am medialen Rande oder an der vorderen Fläche der Niere hat. Dadurch wird an das Verhalten der Reptilienniere erinnert. Solches findet sich z. B. beim Rinde, wo der Hilus zugleich durch bedeutende Weite sich auszeichnet.

Über die Nierenbecken der Säugethiere s. HYRTL, Denkschriften der K. Acad. der Wiss. zu Wien. math.-naturw. Cl. Bd. XXXI. 1. Abth. Die durch die Corrosionstechnik dargestellten Befunde entsprechen nicht immer den wirklichen Verhältnissen.

Fig. 315.



Schema der Anordnung der Harncanälchen in hrer allmählichen Vereinigung zu den Papillargängen. (Nach LUDWIG.)

§ 368.

Die bei den Reptilien zur Ausbildung gelangte *Allantois* hat sich in derselben Art der Genese bei den *Säugethieren* erhalten und dient während der Entwicklnng des Embryo. Bei den *Monotremen* scheint die respiratorische Function des Organs fortzudauern, während die *Beutelthiere* gemäß der eine Zeit hindurch im Uterus stattfindenden Entwicklung jene Bedeutung der Allantois verloren, ohne eine wesentlich andere für sie erkennen zn lassen als die Aufnahme des während jener Periode gelieferten Harnsecretes. Sie stellt demgemäß mit ihrem peripheren Theil eine ziemlich umfängliche Blase vor, die aber durch den Dottersack von der Wand der serösen Fruchthülle und dadurch von der Uteruswand abgedrängt ist (SELENKA). Durch die Erscheinung der letzteren wird bei den *Placentaliern* ihre Bedeutung erhöht, sie gewinnt Verbindungen mit der Uteruswand, auf verschiedene Art in den einzelnen Ordnnngen nnd giebt durch Entfaltnng ihrer Blutgefäße, die zu den sog. Nabelgefäßen werden, den Anstoß zur Bildung eines Chorion nnd der daraus sich entwickelnden *Placenta*. Durch jene Gefäßentfaltung wird das im Wesentlichen aus der Allantois stammende Chorion mit der Placenta zum *Ernährungs- und Athmungsorgan* des sich entwickelnden Embryo, tritt damit auf eine höhere functionelle Stnfe als die Allantois der Sauropsiden nnd lässt durch jene Übernahme auch der nutritorischen Function die Bedeutung des Dotters zurücktreten. Durch die vom mütterlichen Organismus übernommene Ernährung des Embryo wird demselben

die Arbeit der Assimilirung des Dotters erspart, und das endosmotisch aus dem mütterlichen Blute in das fötale Blut übergehende plastische Material bildet einen höherwerthigen Ersatz für den Dotter, welcher demzufolge im Eie der Placentalier nicht mehr zu umfänglicher Ausbildung gelangt.

So wird ein bei Amphibien entstandenes, aber in seinem functionellen Werthe eine tiefere Stufe einnehmendes Organ, das schon bei den Sauropsiden in engere Beziehung zum Verlaufe der Ontogenese trat, innerhalb der Säugethieranlage zu einem werthvollen Gebilde, weil aus ihm Organe entstehen, von denen der größte Theil des Fötallebens nutritorisch und respiratorisch beherrscht wird.

Während der in die Embryonalhüllen übergegangene periphere Theil der Allantois mit jenen nach der Geburt den Zusammenhang mit dem Körper des Jungen verliert, erhält sich die in den Körper eingeschlossene Strecke der Allantoisfläche oder des *Urachus* fort. Diese Strecke hat durch die auf ihren Endabschnitt übergegangene Einmündung der Harn- und Geschlechtsgänge dauernde Verwendung erhalten und wird zu einem zuerst noch in die Cloake führenden *Sinus urogenitalis*, während eine weiter nach vorn gelegene Partie zur *Harnblase* sich erweitert. Der von da zum Nabel sich erstreckende obliterirte Rest des Urachus erhält sich entweder als ein Faserstrang (Ligament. vesico-umbil. med.) oder schwindet gänzlich.

Durch Entfaltung des Urogenitalsinus zu einem längeren Canal kommt die Harnblase bei den meisten Säugethieren weiter nach vorn in die Bauchhöhle zu liegen und erhält dadurch eine vollständigere Peritonealbekleidung. Dabei geht der ligamentöse Urachusrest oft nahe am unteren Ende der Blase ab, wodurch sich die Blase als eine einseitige Erweiterung des Urachus erweist. Bei den Monotremen nimmt die Blase noch nicht die Mündungen der Ureteren auf, diese treffen vielmehr den Sinus urogenitalis, aber oberhalb der Ausmündung der Geschlechtsgänge. Auch bei manchen Beutelthieren ist die Trennung der Mündungen des Ureters und des Vas deferens noch nicht weit gediehen (Perameles, Phalangista). Aber es kommt schon in dieser Abtheilung zu einer bedeutenderen Sonderung, und wie bei den übrigen Säugethieren tritt jene Mündung zur Blase selbst, wo sie bald noch nahe an deren Übergang in den Urogenitalcanal, bald entfernter davon in dem Blasenkörper sich öffnet.

Bezüglich der *Allantois* s. Balfour, Vergleichende Entwicklungsgeschichte sowie die embryologischen Lehrbücher; ferner die Arbeiten vieler Autoren über Placentabildung, darunter die zahlreichen von W. Turner und dessen Lectures on the comparative anatomy of the Placenta. Edinburgh 1876. Selenka, Studien, Heft 1—5.

Von den Geschlechtsorganen (Organe der Fortpflanzung).

Unterste Stufen.

Allgemeines.

§ 369.

In den Anfängen der Erscheinung der Fortpflanzung treten uns noch keine Organe entgegen, Theile des Körpers, die in besonderem Dienste ständen, sondern es ist der gesammte Organismus, welcher in jener Richtung Verwendung hat. Im niedersten Zustand befinden sich viele *Protisten*, deren Vermehrung durch Theilung des Körpers vollzogen wird, und hier kann von Organen der Fortpflanzung noch keine Rede sein, wenn auch eine solche in der That eben durch die Theilung erfolgt. Diese Vermehrungsweise herrscht noch bei den *Protozoen* und ist auch bei *Metazoen* noch keineswegs untergegangen, da sie in niederen Abtheilungen derselben noch eine große Verbreitung besitzt, während schon längst der Weg zur Entstehung von Organen der Fortpflanzung nicht bloß geebnet, sondern auch vom Organismus erfolgreich beschritten ist. Die lange Dauer der niedersten Art der Vermehrung entstammt der großen Bedeutung, welche die Erhaltung des Organismus durch sie besitzt, und daraus gehen auch zahlreiche Modificationen der Erscheinung hervor, auf welche wir hier nur ganz im Allgemeinen hinweisen können.

Dass ein Körpertheil zu einem neuen Organismus wird, verlangt um so geringere Veränderungen, als die Entfernung des neuen Organismus vom alten eine nur geringe bleibt. Sie steht außer Bedeutung bei der bloßen *Theilung* und erlangt eine solche erst durch die Differenz der Volumzunahme, wie sie durch das Wachsthum erzielt wird. Indem der eine Theil mehr wächst als der andere, können auch aus der einfachen Theilung differente Producte entstehen. Die Theilung kann dabei auch an einen anderen Vorgang anknüpfen, an die *Sprossung*, welche unter anderen Voraussetzungen entsteht. Das Product der Sprossung zeigt sich in mannigfachen Beziehungen zu dem sprossenden Organismus, mit dem es im Zusammenhang verharren kann, gleichviel ob gar keine oder nur wenige, oder endlich viele Veränderungen, die unter den Begriff der *Differenzirung* fallen, an ihm auftreten. Es wird begreiflich sein, dass aus diesen Punkten eine reiche Quelle von Formdifferenzen für die Organismenwelt fließt. Ein bedeutsamer Fortschritt giebt sich bei den Protozoen kund durch Sonderungen im Innern des mehr oder minder gleichartigen Körpers, dessen Form und sonstiges specielles Verhalten wir hier nicht näher betrachten. Auf mannigfache Weise entsteht hier ein kleineres Gebilde different von der übrigen Körpersubstanz, auch mit anderen Lebenserscheinungen begabt. Es trägt manche Benennungen und soll nun »Nucleus« oder Kern heißen. Bei einem Theile für sich verbleibend, tritt es bei einem anderen mehrfach auf, wohl aus einem ersten entstanden, und spielt in allen Fällen eine wichtige Rolle auch bei der Vermehrung, die von ihm ihren Ausgang

nimmt. Bei primitiven Protozoen, wo die Vermehrung auf die einfachste Art durch Theilung erfolgt, ist sie von einer Theilung des Nucleus begleitet (Amöben). Auch am Nucleus selbst oder in dessen Nachbarschaft ergeben sich manche Differenzirungen, welche zu der Vermehrung Beziehungen besitzen, und so kommt, besonders bei Infusorien, eine Complication des Organismus zu Stande, deren wesentlichstes Ziel die Vermehrung oder Fortpflanzung ist. Die für diesen Vorgang die Grundlage abgebenden Körper sind die *Keime* oder *Sporen* in verschiedenen Protozoenabtheilungen mannigfacher Art. Die Hauptsache bleibt dabei die Entstehung aus dem bereits vorhandenen Material des Körpers und eine im *Wachsthum* des neuen Organismus sich äußernde Aufnahme zur *Nahrung* dienenden Materials.

Der in der Keimbildung und allem damit Verbundenen sich kundgebende *Fortschritt*, gleichviel ob die Zahl der Keime nur eine geringe ist oder ob eine ansehnliche Vermehrung besteht, trägt auch in den Einzelheiten viele Differenzen in den mannigfachen Abtheilungen und tritt mit einem zweiten, schon bei Protisten wahrgenommenen Vorgang in wichtige Beziehung, in der Verbindung vorher getrennter Individuen durch die *Conjugation*. Auch hier ergiebt sich ein Reichthum mannigfaltiger Erscheinungen in den einzelnen Abtheilungen. Darin liegt eine *Vorbereitung zu geschlechtlicher Trennung*, wie sie schon bei den Protozoen ihre Repräsentanten besitzt. Ihr Wesen liegt in der Entstehung *besonderer Keimstoffe*, aus deren Verschmelzung die Anlage eines neuen Organismus hervorgeht. Wie bei der Bildung des *Nucleus* oder des *Kernes* im sonst mehr oder minder indifferenten Körper aus dem Material desselben eine selbständige Bildung als neuer Körpertheil entsteht, der als *Organ* bezeichnet werden kann, so weit er functionelle Beziehungen zu dem von ihm räumlich abgegrenzten Organismus besitzt, wenn dieser ihn auch umgiebt, so genügt jener Keim doch nicht mehr für die Entstehung eines neuen Organismus, und andere Bildungen werden damit hervorgerufen. Solche sind *verschieden vom Nucleus*, und wenn aus dem letzteren das, was wir »Kern« nannten, hervorgeht und die Entstehung des neuen Organismus daran direct sich anknüpft, so sind doch jene anderen Bildungen, mag man sie gleichfalls auch als Organe bezeichnen, doch von anderer Bedeutung. Durch die *Infusorien* bieten sich Beispiele allerdings in sehr mannigfaltiger Weise, von der Verschiedenheit jener beiderlei Gebilde, von welchen das in der Regel größere als *Hauptkern*, das andere zumeist kleinere als *Nebenkern* bezeichnet wird. Beiderlei Kerne lassen eine Vermehrung wahrnehmen, verschieden am Hauptkern und am Nebenkern oder deren Producten. Die dabei auftretende Differenzirung liefert verschiedenartige Abkömmlinge, welche *an denen der Nebenkerne zumeist als fadenartige Gebilde erscheinen*. Die Differenzirung erfolgt somit in mehrfacher Art.

Beim Bestehen einer *Conjugation*, wie z. B. bei Paramaecium, kommt deren Bedeutung in einem Austausch des Nebenkernes oder seiner Abkömmlinge zu Stande, so dass jedes an der Conjugation betheiligte Individuum unter *Bewahrung seines Hauptkernes einen Theil des Nebenkernes des anderen Individuums empfängt.*

In dem Austausch der Producte des Nebenkernes scheint das Wesentliche der Conjugation zu liegen. Bei der Lösung der Conjugation besitzt jedes Individuum außer den Abkömmlingen seines Hauptkernes noch die Producte des Nebenkernes der anderen Individuen, und daran schließt sich wieder die Vermehrung durch Theilung. In dem Vorgang des Austausches von Kernproducten sieht man mit Recht eine der *geschlechtlichen Differenzirung der Metazoen* vergleichbare Erscheinung und hat danach den *Hauptkern* als *weiblichen* oder *Eikern*, den *Nebenkern* als *männlichen* oder *Spermakern* bezeichnet.

In den einzelnen Abtheilungen der Infusorien bestehen noch manche Besonderheiten, welche aber einander nicht fremd entgegenstehen, sondern als Differenzirungen eines gemeinsamen Ausganges sich darstellen: Die *geschlechtliche Fortpflanzung* hat also hier ihre Vorbereitung und erreicht eine gewisse Stufe, wobei in dem Differentwerden der Keimstoffe die Hauptsache liegt. Die ungeschlechtliche, durch Theilungen ausgedrückte Vermehrung steht als niederster Process so weit verbreitet, auch hier am Anfang, und erlangt in der Conjugation discreter Individuen oder Personen ihre besondere Bedeutung.

Innerhalb der Protozoen erhebt sich die Vermehrung der Individuen von der bloßen Theilung, der ältesten Art, zu den Vorläufern geschlechtlicher Differenzirung, wobei der *niederste Zustand von Organen* erscheint. Die aus Keimstoffen aufgebauten Theile des Körpers sind different geworden, als weiblicher oder männlicher Kern vorhanden und *fungiren* bei der Fortpflanzung, *während der ganze protozoische Organismus noch auf der Stufe einer Zelle steht.* Damit ist auch der Werth der als Organe fungirenden Differenzirungen ein niederer, und die sexuelle Trennung erscheint wie eine symbolische als Vorbedeutung, um erst bei den *Metazoen* ein Weiterschreiten zu höheren Einrichtungen zu erlangen.

Über die bei den Protozoen bestehenden, ebenso complicirten wie verschiedenartig sich verhaltenden Befunde der Organisation s. vorzüglich R. HERTWIG, Lehrbuch der Zoologie, 5. Auflage. Jena 1900.

Geschlechtsorgane der Wirbellosen.

a. Ohne besondere Ausführwege.

§ 370.

Mit den *Metazoen* beginnt auch dieses Organsystem in bestimmtere Zustände zu treten, indem die Bedeutung des Organs nicht mehr bloß functionell, sondern auch morphologisch zum Ausdruck gelangt. Dabei bleiben die niederen Formen der Vermehrung durch Theilung und Sprossung noch vielfach in ihren Werthen bestehen und concurriren mit der geschlechtlichen Fortpflanzung, welche nur in wenigen der höheren Abtheilungen der Wirbellosen zur einzig herrschenden geworden ist.

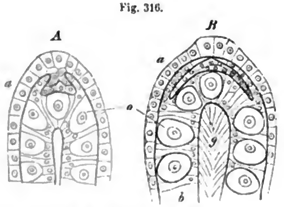
In der sexuellen Vermehrung führen die *Keimdrüsen* die Fortpflanzungs-

stoffe, aus Epithelien hervorgegangen, wie ja jetzt dem Körper eine die *Gewebe* darstellende, aus Zellen bestehende Grundlage, in *Ectoderm* und *Entoderm* geschieden, allgemein zukommt. Auch dem *Mesoderm*, als einer der beiden anderen Schichten, die wir als *primitive Keimblätter* unterscheiden, kommt schon sehr frühzeitig eine Bedeutung zu. Bei den Keimdrüsen sondern sich die Fortpflanzungsstoffe aus den Zellen des betreffenden Epithels, wobei, wie schon bei Protozoen, das weibliche Material, die *Eier* in der Regel aus durch Wachsthum vergrößerten Zellen entstehen, während die männlichen Keimstoffe, das *Sperma*, wenn auch wieder von Epithelzellen, doch unter mehr oder minder bedeutenden Veränderungen derselben, gemäß einer Umwandlung in *Samenfäden* (Spermatozoen), ihre Entstehung nehmen. Für die weiblichen Keimstoffe ergiebt sich somit eine geringere Veränderung als für die männlichen, bei welchen zugleich ein großer Reichthum nach den Abtheilungen verschiedener Formzustände eine Rolle spielt.

Indem wir als *Keimdrüsen* im oder am Körper entstandene Summen von sexuellen Formelementen gebildete Theile bezeichnen und sie als weibliche oder als männliche unterscheiden, ist der *Begriff des Organs* nur auf eine *Localisirung der Function* gegründet. Die somit räumlich abgegrenzten, aus den Formelementen bestehenden Organe der Fortpflanzung heißen Gonaden. Sie setzen in verschiedener Weise die »Drüsen« zusammen. Wenn sich auch die Umgebung der Gonaden an sie anpasst, so geht daraus doch noch kein besonderes Organ mit bestimmter Function hervor, und die Gonaden mit ihren Formelementen repräsentiren in jeder Hinsicht das Wesentliche.

Die Poriferen besitzen in den Wandungen des Gastralsystems die Stätten für die Entstehung der weiblichen oder der männlichen Formelemente, für deren Ausleitung gewisse Strecken des Gastralsystems dienen, ohne dass für diese eine specifische Differenzirung zur Geltung käme. Auch die Cölenteraten besitzen noch primitive Verhältnisse, ohne ausgebildete Organe. Wir nehmen ein Beispiel von den Hydroidpolypen. Das Material zu den beiderlei Geschlechtsproducten wird von differenten Schichten des Körpers geliefert, welcher Befund eine genaue Darstellung verdient. Den ersten, indifferenten Zustand repräsentiren Ausbuchtungen der Körperwand in Gestalt von Knospen, die eine Fortsetzung der Gastralhöhle umschließen, aus Ectoderm und Entoderm gebildet. Von den Zellen des Entoderms (*o*) der sich vergrößernden Knospen (Fig. 316 *A*, *B*) ist eine Anzahl gewachsen und unterscheidet sich durch bedeutenderes Volumen von den übrigen Entodermzellen, welche die Gastralhöhle (*g*) begrenzen. Die vergrößerten,

Fig. 316.

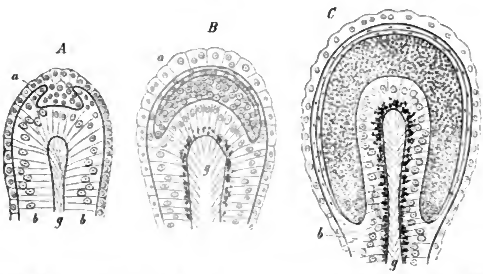


Zwei weibliche Geschlechtsknospen von Hydractinia echinata. *a* Ectoderm. *b* Entoderm. *g* Gastralhöhle. *o* Eikeime. In *A* ist die Ectodermwucherung ins Entoderm im Beginne. In *B* ist die Abschnürung der Ectodermwucherung erfolgt. (Nach Ed. van Beneden.)

gegen das Ectoderm gedrängten Zellen stellen die *Eikeime* (*o*) vor. Sie bilden allmählich eine anscheinend zwischen Ectoderm und Entoderm gelagerte Zellschicht und lassen die ganze Knospe als *Ovarium* erscheinen. Während dieser Differenzirungsvorgänge am Entoderm ist vom Ectoderm her an der Spitze der Knospe eine Wucherung der Zellen nach innen zu eingetreten (*A*), und indem diese Zellen vom Ectoderm sich abschnüren (*B*), bilden sie eine die Ovarialschicht umwachsende dünne Lamelle, welcher jedoch nur bei einer anderen Art von Knospen eine höhere Function zukommt.

In den männlichen Knospen ist das gleiche Verhalten bezüglich des Ectoderms wahrzunehmen, während das Entoderm keine Veränderung erleidet und ohne Differenzirung von Eikeimen eine die Gastralhöhle auskleidende Zellschicht bildet. Die Ectodermeinsenkung kommt zu voluminöser Entfaltung und bildet, abgeschnürt, eine zwischen Ectoderm und Entoderm sich ausdehnende Schicht (Fig. 317 *A*, *B*, *C*), deren Zellen später die Formelemente des Sperma hervorgehen

Fig. 317.



Drei männliche Geschlechtsknospen von Hydratinia echinata. *A*, *B*, *C* Hoden. Übrige Bezeichnung wie in Fig. 316. (Nach Ed. van Beneden.)

lassen. Somit entstehen hier aus dem Ectoderm die männlichen Zeugungsstoffe, wie bei der anderen Art Knospen die weiblichen aus dem Entoderm. Da auch bei den weiblichen Knospen eine Einsenkung des Ectoderms stattfindet, könnte daraus eine ursprüngliche Zwitterbildung zu folgern sein. Inwiefern diese Sonderung der Genese der Geschlechtsproducte nach den beiden Körperschichten auch den übrigen Cölenteraten zukommt, ist unermittelt. Wenn das Entoderm für beiderlei Producte die Bildungsschicht abzugeben scheint, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sehr frühzeitig Übertritte von Elementen der anderen Körperschicht erfolgt sind. Wie eine Ausnahme erscheint das Verhalten von *Hydra*, bei der die Geschlechtsproducte in äußeren knospenartigen Bildungen aus dem Ectoderm entstehen. In allen Fällen kommt hier bei Hydroidpolypen die Bildung der Fortpflanzungen nur in Sprossen und Knospen zum äußeren Ausdruck und ist auch von Bedeutung für die Stockbildung dieser Thiere.

Die Vertheilung der Production von Gonaden oder von die geschlechtliche Vermehrung bezeichnenden Producten in der Wand der Gastralhöhle beharrt sowohl bei den Ctenophoren als auch bei Anthozoen und bei den Medusen, und nirgends kommt es zu besonderer Organbildung. *Ausführwege* sind mit der Gastralhöhle zusammenhängende Räume, Canäle als Fortsetzungen des Urdarmes in mannigfacher Weise mit der sexuellen Differenzirung in secundärem Connexe, aber immer in dieser Bedeutung erweisbar.

Das Verhalten des *ganzen Organismus*, wie er bei den Cölenteraten von der Ausdehnung der Gastralhöhle oder des Gastrovascularsystems beherrscht wird, zeigt sich im Zusammenhang mit der sexuellen Entfaltung, und die Vermehrung oder Verminderung des die Gonaden liefernden Materials wird da oder dort auch am Gastralsystem Veränderungen erzeugen, indem es bald mit Verengerungen, bald mit Erweiterungen im Zusammenhang steht, alles in Anpassung des Raumes an den Inhalt. Dieser muss als der bestimmende Factor gelten, und er tritt überall in dieser Bedeutung auf. Die *radiäre Anordnung*, in welcher der Geschlechtsapparat bei den *Medusen* sich darstellt, folgt den Radiärcanälen von der centralen Gastralhöhle bis zum peripheren Ringcanale, in mannigfachen Stadien auftretend und bei Einlagerung in die centrale Gastralhöhle für diese entsprechende beachtenswerthe Verhältnisse bedingend (vergl. beim Darmsystem, s. oben). Durch all' diese Verhältnisse entsteht eine große Mannigfaltigkeit innerhalb der radiären Anordnung, welcher auch andere Körpertheile folgen. Zu *besonderen Ausführwegen* giebt keine Einrichtung Anlass, und es ist nur das Gastrovascularsystem, welches auch in jener Bedeutung erscheint.

b. Mit besonderen Ausführwegen.

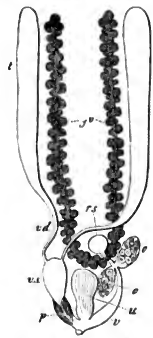
In diesem Verhalten tritt das Genitalsystem von den Würmern an bei allen Wirbellosen auf, und auch die Vertebraten bieten daran manchen Anschluss. Das Fehlen jener Wege ist die Ausnahme und keineswegs direct von einem primitiven Befunde abzuleiten. Von den Keimdrüsen oder Gonaden pflegen die Ausführwege sich fortzusetzen, wo nicht andere Bahnen in jener Bedeutung erkennbar sind. Immer aber *kommt den Keimdrüsen eine selbständige Genese* zu, mögen sie in hermaphroditischen oder in getrennt geschlechtlichen Bildungen auftreten. *Darin liegt ein Anschluss an die Cölenteraten*, wie wir sie vorhin betrachtet haben, und der Ausführweg erscheint von diesem Gesichtspunkte in untergeordnetem Werthe, aber durch die Verbindung mit einem Ausführwege entsteht ein Complex von Organen, *ein Apparat*.

Im speciellen Verhalten dieser Apparate ergeben sich sehr mannigfaltige Formzustände. Der *männliche Abschnitt* besteht bei den *rhabdocölen Turbellarien* in der Regel aus zwei langgestreckten Hodenschläuchen, aus denen je ein Vas deferens hervorgeht (Fig. 318 *t*). Bei den Trematoden sind gleichfalls nur einige meist rundliche oder gelappte Testikel vorhanden, indess diese bei den dendrocölen Turbellarien und mehreren Rhabdocölen und *Cestoden* durch eine oft

sehr beträchtliche Anzahl kleinerer, im Leibesparenchym zerstreuter Follikel repräsentirt werden, die durch lange Ausführgänge sich vereinigen. Die Ausführgänge bilden entweder ein gemeinsames *Vas deferens* oder treten für sich zu einem Endabschnitte in das *Begattungsorgan*. Der gemeinsame Ausführweg bildet die *Samenblase*, seltener durch Erweiterungen der einzelnen Vasa deferentia ersetzt. Das Begattungsorgan erscheint meist als ein ansehnliches, muskulöses, an welchem die Samenblase häufig wie ein Anhang sich darstellt.

Der *weibliche Apparat* bietet große Differenzirungen. Die *Ovarien* (Keimstöcke) sind in der Regel ein bis zwei längliche, unansehnliche Schläuche (Fig. 318 *o*) für die Bildung der Eikeime. Wenn sie einfach vorhanden sind, setzt sich der *Oviduct* als ein bald kürzerer, bald längerer Canal, unter Aufnahme accessorischer Theile zur Geschlechtsöffnung fort. Mehrfache vereinigen sich zu einem gemeinsamen Oviduct (Fig. 318 *v*). Bei den meisten *Rhabdocölen*, wie auch bei *Cestoden* und Trematoden bleibt der Ausführgang bei doppelten Ovarien einfach. Am kürzesten ist er bei den Rhabdocölen, die wie die meisten Cestoden eine erweiterte Stelle als *Receptaculum seminis* erkennen lassen. Dieses Organ erscheint als einseitige Ausbuchtung des Oviductes, die allmählich selbständigen Charakter gewinnt. Deutlicher tritt dieser hervor, wo jenes Organ als ein gestielter Anhang bald dem Grunde des Eileiters (Fig. 318 *rs*), bald dem Verlaufe desselben angefügt ist. Einen doppelten Eileiter besitzen die *Planarien*, bei welchen in der Regel nur ein ganz kurzer gemeinsamer Abschnitt, als Uterus oder als Scheide fungirend, vorkommt.

Fig. 318.



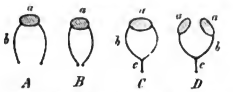
Geschlechtsapparat von Vortex viridis. *t, t* Hoden. *vd* Vasa deferentia. *vs* Samenblase. *p* hervorstülpbares Begattungsorgan. *o, o* Ovarien. *gv* Dotterstöcke. *rs* Receptaculum seminis. *v* Scheide. *u* Uterus. (Nach M. SCHULTZE.)

Eine neue Sonderung (bei den Plattwürmern), dem Ovarium angeschlossen, bilden die *Dotterstöcke*, deren Material den Eiern zugefügt wird. Es sind dann zwei oder mehr baumförmig verästelte oder gelappte Organe, oft in weiter Ausdehnung im Leibesparenchym vertheilt. Die Ausführgänge treten dann von verschiedenen Seiten her zusammen und bilden einen mit dem Oviduct vereinigten, gemeinsamen Abschnitt.

Besondere Abschnitte des Oviductes fungiren als *Uterus*, mit welchem Namen morphologisch sehr verschiedene Theile bezeichnet werden. Unmittelbar in die meist sehr langen, aber sonst wenig gesonderten Ausführwege setzen sich die Keimdrüsen der *Nematoden* fort, deren geschlechtliche Trennung in der Regel vollzogen ist, wie auch bei den *Annulaten*, mit Ausnahme der *Hirudineen*, wo Ausführwege vorhanden sind. Die ganze Einrichtung sinkt bei der Mehrzahl der *Anneliden* auf den Besitz der in dem Cölom vertheilten Keimdrüsen herab, deren Producte *durch die Excretionsorgane aus dem Körper ausgeschieden werden*.

Die bei den Würmern nur in einzelnen Abtheilungen vorhandene Vertheilung der Generationsorgane auf verschiedene Individuen ist bei den Arthropoden zur Regel geworden; nur bei wenigen hat sich eine hermaphroditische Bildung erhalten. Die geschlechtliche Differenzirung erstreckt sich bei vielen auch auf äußere Theile, auf Umfang und Gestaltung des Körpers. Die *Keimdrüsen* sind stets gesonderte Organe, die nicht mehr, wie noch bei Würmern, metamer vertheilt, sondern einfach oder doch nur in einem Paare vorhanden sind. In der Anordnung der Organe ergeben sich manche höchst beachtenswerthe Befunde. Die Grundform des Apparates ist in einer einheitlichen Keimdrüse (Fig. 319 *A*, *a*) zu erkennen, von der bilateral ein *Ausführcanal* (*b*) sich fortsetzt. Dies ist bei *Branchiaten*, wie bei einem Theile der *Tracheaten* (*Arachniden*) der Fall. *Vollständige Duplicität des Ausführganges* bis zur Mündung bewahren fast alle Crustaceen (*A*), auch unter den Tracheaten die Myriapoden. Die Einheit der Keimdrüse beginnt unter den Crustaceen sich aufzulösen. Das Organ vertheilt sich dann nach den beiden Ausführgängen (Insecten). Bei *manchen Insecten* bleibt *die getrennte Mündung der beiden Ausführgänge* (PALMÉN) und es dauert damit ein Zustand, wie ihn die Crustaceen besitzen. Auch die Ausdehnung geschlechtlicher Functionen auf Gliedmaßen steht damit in engem Zusammenhang. Durch Näherung der Mündungen der Ausführgänge kommt es zu einer gemeinsamen Öffnung, und daraus leitet sich ein unpaarer Abschnitt der Ausführwege ab (*c*). Viele Arachniden besitzen diese unpaare Strecke in Verbindung mit einem ringförmigen Theile, der von der Keimdrüse in größerem oder geringerem Maße vorgestellt wird (*C*). Der Ring ist dann durch einen ererbten (primären) Zustand: die einheitliche Keimdrüse, und einen erworbenen (secundären) Zustand: die Verschmelzung der Ausführwege, gebildet. Wie die Geschlechtsorgane der Krebse die niederste Stufe dieser Reihe vorstellen, so erscheinen die Insecten auf der höchsten, *da sowohl die Keimdrüse durch ihre bilaterale Trennung als auch die Ausführwege durch ihre terminale Verschmelzung und Bildung eines gemeinsamen unpaaren Abschnittes am weitesten vom niedersten Befunde sich entfernt haben* (*D*). Sowohl an den Keimdrüsen ergeben sich mannigfache *Differenzirungen*, wie auch an den Ausführwegen, an diesen am großartigsten und zwar bald an der paarigen, bald an der unpaaren Strecke. Die Befruchtung erfolgt, mit Ausnahme der festsitzenden Cirripedien, durch Begattung. Dem entsprechend findet sich näher oder entfernter vom Endabschnitt der weiblichen Ausführwege ein Raum zur Aufnahme des Sperma (*Receptaculum seminis*) durch eine Ausbuchtung einer Strecke der Ausführwege vorgestellt, die zu selbständigeren Anhangsgebilden sich umgestaltet. Endlich tritt noch eine *Begattungstasche* zur Aufnahme des Penis hinzu.

Fig. 319.



Schemata für das Verhalten des Geschlechtsapparates der Arthropoden. *a* Keimdrüsen. *b*, *c* Ausführgang.

Ausnehmend mannigfach sind die Organe, welche zum Schutze der gelegten Eier verwendet werden. Häufig ist ein Theil der Gliedmaßen, besonders bei

Krustenthieren, in dieser Richtung umgebildet, oder die Gliedmaßen stehen auch in anderer Weise im Dienste der Geschlechtsfunction. Damit greift diese auf andere Theile des Organismus über, und zu der unendlichen Mannigfaltigkeit der aus den Ausführwegen der Keimstoffe entstandenen inneren Organe treten auch noch äußere hinzu.

Bei einem Theile der *Würmer* (Anneliden) bestehen die Organe der Fortpflanzung nur aus den Keimdrüsen, und die Ausleitung wird durch die Excretionsorgane vermittelt, während bei einem anderen Theile niederer Würmer ein directer Zusammenhang der Keimdrüsen mit der Außenwelt besteht, so dass Ausführwege fehlen. Wo kommen nun die letzteren her? Das kann verschieden beantwortet werden. Wem die Ontogenese über der Vergleichung steht, der ignorirt die letztere und lässt die Dinge sich gerade so entwickeln, wie sie eben sind. Dann besteht kein Zusammenhang in den Erscheinungen, und die wichtigste Aufgabe der Forschung bleibt unerfüllt. Die Vergleichung bietet aber Thatsachen, und um solche allein kann es sich hier handeln, durch welche die Einsicht in den Zusammenhang angebahnt wird. Hierbei haben wir zunächst zu beachten, dass bei Rhabdocölen und anderen Plattwürmern *zwei Mündungen* des Apparates zu einer gemeinsamen vereinigt sind, so dass eine Duplicität von Canälen als etwas Primitives gelten kann. Ein großer Theil dieser Canäle ist in die hermaphroditischen Organe übergegangen. Paarig ist der Eileiter bei *Planarien*, bei manchen von bedeutender Länge. Jedenfalls ist die manchmal sehr unbedeutende unpaare gemeinsame Endstrecke erst nach der getrennten entstanden, und die *gemeinsame Öffnung ging aus getrennten hervor. Paarige Excretionscanäle erscheinen dadurch in den Dienst des Genitalsystems getreten* und *ließen die Ausführwege entstehen.*

Nicht bloß die Paarigkeit der Ausführwege sondern auch deren Beschaffenheit spricht für eine ursprünglich andere Bedeutung, indem die Oviducte mit ins Cölom sich öffnenden Fortsätzen der Canäle versehen sind. Manche Landplanarien, deren Excretionsorgane vermisst werden, beweisen mit jenem Verhalten die Entstehung des Oviducts aus jenen excretorischen Organen. Auch andere Organe, wie das mit dem weiblichen Apparate der *Acanthocephalen* verbundene glockenförmige Organ, sind nur durch die Voraussetzung der Betheiligung von Excretionsorganen verständlich. Jene »Glocke« erscheint als die innere Mündung eines ursprünglichen Excretionsorgans. So werden gegenüber dem Fehlen von alten Befunden des Genitalsystems der Würmer jene deutlichen Spuren von solchen erst recht werthvoll, und wir vermögen den bei höheren Würmern, wie *Anneliden*, bestehenden Zustand dem niedersten anzureihen, in welchem die Keimdrüsen auch ohne damit verbundene Ausführwege beharren. Die Begriffe *»höher«* und *»nieder«* sind Abstractionen, welche nicht immer dem gesammten Organismus zu entsprechen brauchen, wie in allen Abtheilungen der Thiere auch das Bestehen niederer Zustände mit höheren vereinigt sein kann. Es ist nicht ein vereinzeltes Organ oder Organsystem, welches für jene Bezeichnungen bestimmend wirkt, *sondern der ganze Organismus* hat damit seinem Wesen nach Ausdruck erhalten. Die Anneliden sind *höhere* Formen *durch ihre Metamerie* und vieles damit in Zusammenhang Stehende, im Gegensatze zu Turbellarien und anderen Würmern, bei denen noch *keine Metamerie* herrscht.

wenn auch der Geschlechtsapparat in seiner Differenzirung eine hohe Stufe einzunehmen scheint. Im Besitze eines Ausführganges sehen wir somit an sich nicht absolut das »höher« oder »tiefer« der Stellung Bedingende, und sehen demgemäß in der Stellung der Plattwürmer keinen Grund, für die Entstehung der Ausführwege, wie sie z. B. Vortex (s. oben) darbietet, eine wesentlich andere als die bei Planarien ausgesprochene aufzustellen.

Die Ausdehnung geschlechtlicher Functionen auf die Ausführwege hat durch mancherlei Organbildungen schon bei den Würmern zu mancherlei Complicationen geführt, in welchen eine Trennung der Function sich ausspricht, und daraus ist auch wohl das frühzeitige Verschwinden der excretorischen Bedeutung jener Organe erklärbar, so dass wir die, mit Ausnahme der oben betonten, so wichtigen Spuren nur im Dienste der übernommenen Leistung sehen. Die Arthropoden haben jene *Hilfsorgane der Fortpflanzung* weiter ausgebildet, nach Maßgabe der Entfaltung des unpaaren Abschnittes der Wege, wo bei den *Tracheaten*, namentlich bei den *Insecten*, eine große Mannigfaltigkeit dieser Anhangsorgane sich bemerkbar macht. Die Insecten umfassen daher in ihren Gruppen sowohl die niedersten Stufen des Geschlechtsapparates als auch die höheren, Alles auf dem Maße der Differenzirung beruhend.

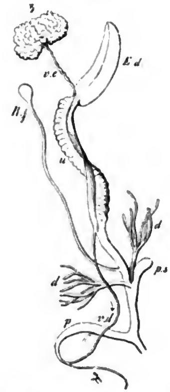
Die Mollusken lassen am Geschlechtsapparate nicht minder als an anderen Organen die viel bedeutendere Entfernung der einzelnen Abtheilungen von einander wahrnehmen, als es bei Würmern und Arthropoden der Fall ist. Die Keimdrüse ist unpaar bei den *Placophoren* und bleibt es auch bei vielen *Gasteropoden*, unter denen, wie auch bei *Pteropoden* u. a., eine *Zwitterdrüse* als Sperma und Eier erzeugendes Organ sich bemerkbar macht. Verkümmerung des einen Theils liefert die Trennung, wie sie gleichfalls vielen Gasteropoden zukommt, ebenso auch den *Cephalopoden*, deren unpaare Keimdrüsen den niedersten Zustand bekunden, indem das Organ, an der Cölomwand entstehend, der directen Fortsetzung der Ausführwege entbehrt. Diese sind bei *Lamellibranchiern* nur wenig differenzirt, aber bei vielen geben sich in sehr verschiedener Art Beziehungen zum Excretionsorgan kund, indem bald entfernt, bald unmittelbar an dessen äußerer Mündung oder in deren Nähe die Keimdrüsen ihre unpaare Öffnung besitzen.

Die Erhaltung *doppelter Ausführwege bei nur einer Keimdrüse*, wie es in verschiedenen Abtheilungen der Mollusken vorkommt, lässt diese bei einem weiteren Umblicke, welcher Ähnliches auch unter den Arthropoden und Würmern darbietet, von größerer Bedeutung erkennen, zumal aus diesen Befunden auch die Abstammung der einzelnen Fälle zu ersehen ist. Der doppelte Weg erhält besondere Functionen bei hermaphroditischer Keimdrüse, und ein solcher Fall möge hier als Beispiel für die Veränderungen dienen, welche die Ausführwege durch zahlreiche Anpassungen eingegangen sind.

Der Ausführgang der Zwitterdrüse (z) ist eine Strecke weit gemeinsam, dann erfolgt eine Theilung, und jeder nimmt seinen besonderen Weg zu der Geschlechtsöffnung. Dabei kann er sich noch mit Nebenapparaten in Verbindung setzen oder einfachere Differenzirungen durch Calibermodificationen eingehen. Letzteres Verhalten kann der gemeinsame Ausführgang auch vor seiner Trennung bieten.

Bei den Pulmonaten (Fig. 320) besteht am gemeinsamen Ausführwege eine Trennung in zwei Abschnitte. Während der obere, aus der Zwitterdrüse kommende einfach ist, erscheint der untere auf einer ansehnlichen Strecke der Länge nach in zwei Räume geschieden, von denen der engere, der den weiteren als Halbrinne begleitet, zur Ausleitung des Sperma dient, indess der weitere (Fig. 320 *u*) dem weiblichen Apparate angehört. Er ist bei den Landpulmonaten mit Ausbuchtungen besetzt und erhält an seinem oberen Ende eine eiweißabsondernde Drüse (*E.d*). Man bezeichnet ihn seiner Verrichtung gemäß als Uterus. Da der andere Canal gegen diesen Uterus zu nicht völlig abgeschlossen ist, besteht somit eine nur theilweise Trennung. Erst am Ende des Uterus setzt sich das Vas deferens als selbständiger Canal (*vd*) zum Penis (*p*) fort. Aus dem Uterus geht endlich ein als »Scheide« bezeichnetes Endstück des weiblichen Canals hervor, welches zur gemeinsamen Geschlechtsöffnung seinen Verlauf nimmt und noch mehrfache Anhänge (Fig. 320 *ps*, *d*) tragen kann. Bei anderen Zwitterschnecken findet die Trennung von beiderlei Wegen in der Regel schon früher statt, und der gemeinsame Canal ist nur unbedeutenden Modificationen unterworfen. Selten entbehrt er einer erweiterten Stelle. Mannigfaltige Modificationen bieten die Canäle im getrennten Verlaufe (Opisthobranchiaten). Somit ist auch in dieser bedeutenden Umbildung das primitive Verhalten noch zu erkennen: zwei von der Keimdrüse ausgehende Canäle, welche durch ihre terminale Vereinigung einen einheitlichen Apparat zusammensetzen. Für dessen volle Function bietet der alte ererbte Befund die Bedingungen, und dadurch erst werden die Complicationen verständlich, welche in der ganzen Einrichtung des Geschlechtssystems ausgesprochen sind.

Fig. 320.



Geschlechtsapparat von Helix hortensis. *z* Zwitterdrüse. *ve* gemeinschaftlicher Ausführgang. *u* Uterus. *E.d* Eiweißdrüse. *d*, *d* getheilte Anhangsdrüsen. *ps* Pfeilsack. *R.s* Receptaculum seminis. *vd* Ausführgang des Samens. *p* Ruthe. *fl* peitschenförmiger Anhang derselben.

Für den Geschlechtsapparat aller Wirbellosen bleibt die *Keimdrüse* oder *Gonade* das Hauptorgan, welches von den *Würmern* an den Cölenteraten noch fehlende *besondere* Ausführwege erhält. Das Erscheinen der *Excretionsorgane* (vergl. oben) bedeutet auch hier den Fortschritt. Ein Paar von diesen Canälen setzt sich in Verbindung mit der Keimdrüse und liefert Ausführwege sehr mannigfaltiger Art. Weder in ihrer alten Form noch in der früheren Function bleiben die in neuen Dienst getretenen Excretionscanäle erhalten, sondern in vielfacher Umgestaltung, wo sie nicht ganz oder theilweise dem Schwunde verfallen sind. Mit

der sexuellen Differenzirung wird diese Function auch von den jeweiligen Ausführwegen übernommen, und so kommt damit ein neuer Zustand zur Geltung, der aus den Beziehungen zur Keimdrüse entsprungen ist.

Dass von den *primitiven Ausführwegen* nur hin und wieder spärliche Reste erkennbar waren, vermindert nicht den *Werth der Thatsache*, der durch die Solidarität der Organismen gestärkt wird. Für alle Abtheilungen erfolgen an den Organsystemen mit der Ausbildung auch Rückbildungen, die durch die Vergleichung nachweisbar sind.

Beim Genitalsystem besorgt die Aufnahme des anfänglich fremden Organs auch die unzähligen Differenzirungen des ganzen Systems, denen wir bei den Würmern, Arthropoden und Mollusken in den Hauptpunkten bereits begegnet sind. Dabei ist von großer Wichtigkeit, dass das neue Organ nicht in einfach indifferenten Zuständen auftritt, sondern bereits in einem dem späteren Dienste entsprechenden Verhalten erscheint, also als ein *sowohl ins Cölom* als auch *nach außen mündender Canal*. Wie groß auch die ferneren Veränderungen jeweils sind, etwas bleibt von jenem Befunde, sei er proximal oder distal, sei er an beiden Canälen oder nur an einem erhalten, und erscheint für das Genitalsystem bei allen von hoher Bedeutung.

Geschlechtsorgane der Wirbelthiere.

Keimdrüsen und deren Ausführwege.

Allgemeines.

§ 371.

Die *Keimdrüsen* bilden den wesentlichsten und zugleich ältesten Theil des gesammten Fortpflanzungsapparates. *Sie gehen aus dem Cölomepithel hervor*, welches an bestimmten Stellen eine zu beiden Seiten des Mesenteriums medial von der Urniere sich erhebende Falte (Keimfalte) überkleidet und hier zum *Keimepithel* wird. Es ist dieses eine Schicht höherer Zellen, von jenen der Nachbarschicht ausgezeichnet. Die ersten Zustände sind gleichartig für beide Geschlechter. *Es besteht eine sexuelle Indifferenz.* Auch später erhalten sich noch übereinstimmende Einrichtungen in der Art und Weise, durch welche das bisher rein epitheliale Gebilde zur »Drüse« wird. Das geschieht durch Einsenkungen des Keimepithels in die bindegewebige Unterlage der Falte. Zellgruppen oder Stränge von solchen lösen sich mehr und mehr aus dem epithelialen Verbande und werden allmählich vom Bindegewebe umschlossen, indess die dadurch entstandenen Lücken durch Zellvermehrung in der Nachbarschaft sich schließen.

Aus der ferneren Sonderung der eingewanderten Zellcomplexe gestaltet sich eine bestimmte, nach beiden Geschlechtern etwas verschiedene Structur der Keimdrüse, die beim weiblichen Geschlecht zum Eierstock, *Ovarium*, beim männlichen zum *Hoden* wird. Beide bilden nunmehr den Ausgangspunkt neuer Differenzirungen.

Diese für den Organismus bedeutungsvollen Organe nehmen allmählich den in der Urniere bestehenden *Excretionsapparat* in Anspruch, bedienen sich dessen zur Ausleitung ihrer Producte. Diese Beziehung beherrscht die Urniere so sehr, dass sie sich jener Function durch Sonderungen neuer Wege vollkommen anpasst und ihr schließlich sogar einen ganzen Abschnitt überlässt.

Aber auch weiterhin rastet die Differenzirung nicht. An den mit dem Darm gemeinsamen Mündestellen der Ausführwege kommen mannigfache Organe zum Vorschein, welche, die Befruchtung sichernd, der Begattung dienen und bald nur der äußeren Nachbarschaft entliehene, umgebildete Organe von ganz anderer primitiver Bedeutung sind, bald aus jenem mit dem Enddarme gemeinsamen Mündungsraume, den Wandungen der Cloake, hervorgehen. So entsteht allmählich ein neuer Apparat, der der Begattungsorgane. Wir betrachten demnach zuerst die *Keimdrüsen mit ihren Ausführwegen* und lassen diesen in gesonderter Darstellung die sogenannten *unpaaren Geschlechtsorgane* folgen.

In dem ersten Zustande der Keimdrüse, wie wir ihn bei den Cranioten antreffen, liegen bereits nicht mehr ganz primitive Verhältnisse vor, indem zur localen Modification des Cölomepithels noch der Vorsprung der bindegewebigen Unterlage hinzugekommen ist. Wir werden darin einen späteren Erwerb erblicken, der die Ausbildung der »Keimdrüse« vorbereitet, ursprünglich wohl durch reichere Blutgefäßentfaltung an dieser Stelle hervorgerufen ward.

Der Thatsache, dass, wie schon bei Wirbellosen, die Vertheilung der männlichen und weiblichen Keimdrüsen auf verschiedene Individuen, deren *sexuelle Sonderung* begründend, bei den Wirbelthieren die allgemeine Regel bildet, stellen sich manche Befunde als Ausnahme gegenüber. Wir begegnen Zuständen, in denen Hoden und Ovarien in einem Individuum vereinigt sind, *hermaphroditischen* oder *Zwitterbildungen*. Die viel erörterte Frage, ob diese Einrichtungen in den Urformen der Wirbelthiere herrschende waren und mit allmählicher Unterdrückung der einen Geschlechtsfunction jeweils die andere sich forterhielt, oder ob in den Zwitterbildungen neu erworbene Zustände bestehen, ist nicht entschieden. Da weder bei der Sonderung der männlichen Keimdrüse noch bei jener der weiblichen eine auf das jeweils andere Geschlecht hindeutende Bildung mit Sicherheit in allgemeiner Verbreitung nachgewiesen werden konnte, entbehren die den Hermaphroditismus annehmenden Theorien vorerst noch der positiven Grundlage. So ist denn diese Frage noch als eine offene anzusehen.

Keimdrüsen ohne Ausführwege.

§ 372.

Nachdem wir aus Zweckmäßigkeitsgründen bereits oben § 357 die Geschlechtsorgane (Gonaden) von *Amphioxus mit den Excretionsorganen* zusammen behandelt haben, bleiben die *Cranioten* für sich zur Darstellung, die wir hier beginnen lassen.

Auf dem niedersten Zustande befinden sich die Geschlechtsorgane der *Cyclostomen*, deren Keimdrüsen zugleich als *unpaare* Organe sich darstellen. Sie erstrecken sich allgemein durch die ganze Länge des Rumpfes, zeigen aber doch schon in den beiden Abtheilungen der Cyclostomen ein sehr verschiedenes Verhalten, indem in jeder ganz verschiedene Ursachen für den unpaaren Zustand

bestehen. *Petromyzon* lässt im Ammocoeteszustande die Andeutung einer paarigen Anlage wahrnehmen, die sich vor der Aorta in die Länge erstreckt, aber bei dem Mangel eines Mesenteriums sich sehr frühzeitig zu einem einheitlichen Organ gestaltet. Als solches nimmt es seine Ausbildung allmählich nach dem Raum des Cöloms zu. Beide Geschlechter, durch den Inhalt der Keimdrüsen geschieden, zeigen die letzteren durch tiefe Einschnitte in platte Lappen gesondert, welche bei den Ovarien mit der Reife der Eier einen bedeutenderen Umfang erlangen. Bei *Myxine* verlaufen die bandförmig gestalteten Keimdrüsen längs des Darmes, an dessen rechter Seite, wo sie an der Anheftestelle des Mesenteriums durch ein davon ausgehendes Mesovarium oder Mesorchium befestigt sind. Linkerseits fehlt die Geschlechtsdrüse (W. MÜLLER). Das Ovarium macht sich durch die Eier unterscheidbar, welche die ursprüngliche runde Form verlieren, indem sie in eine ellipsoide übergehen. Der Hoden zeigt sich mehr gleichmäßig mit leichter Andeutung von Läppchen. *Die geschlechtliche Trennung scheint aber hier aus einem hermaphroditischen Zustande hervorgegangen zu sein*, und bei jüngeren Thieren findet sich das letzte Drittel der Keimdrüse in der Function als *Hoden*. Da dies in der Mehrzahl der Fälle sich findet und rein männliche Thiere zu den Seltenheiten gehören, ist der Hermaphroditismus als die Regel zu erachten. Die Function der hinteren Partie der Keimdrüse wird von jener der vorderen als Ovarium abgelöst, in welchem die Eier erst später zur Ausbildung gelangen, nachdem die Hodenfunction cessirt. Der *Hermaphroditismus erweist sich also hier in zeitlicher Trennung.* Die Producte der Keimdrüsen werden ins Cölom entleert, dessen Epithel bei Petromyzon zur Zeit der Geschlechtsthätigkeit Cilien entfaltet. Die Beförderung nach außen vermittelt bei den Cyclostomen der *Porus abdominalis*, der bei Petromyzon auf einer ziemlich langen Papille seine Mündung trägt.

Mit den in dem Mangel besonderer Ausführwege sich äußernden primitiven Verhältnissen harmonirt die im Wesentlichen übereinstimmende Structur von beiderlei Keimdrüsen. In Ovarien entwickeln sich die Eier ohne deutliche Follikelbildung, dagegen wird der Hoden aus solchen zusammengesetzt. Aus den Zellen derselben gehen die Formelemente des Sperma hervor.

Die in beiden Abtheilungen so verschiedenen Verhältnisse in der Lage der Keimdrüsen entsprechen der Divergenz der übrigen Organisation. Petromyzon hat in der ursprünglichen Duplicität des Organs den primitiveren Zustand, welcher mit dem Verschwinden des Mesenteriums verloren geht; Myxine lässt in der nur einseitig zur Ausbildung gelangenden Keimdrüse auf Rückbildung der anderen schließen.

Auch bezüglich der Eier ergiebt Petromyzon einfachere Befunde, zu denen bei *Myxine* manches Neue trat. So bettet sich jedes Ei bei etwas vorgeschrittener Ausbildung in ein vom Mesovarium gebildetes Divertikel und empfängt hier eine ziemlich complicirte Umhüllung, von welcher die Bildung einer, wie es scheint, homogenen Schale ausgeht. Diese läuft an jedem Pole in einen wohl ursprünglich weichen Hornfaden aus, welcher mit einer Dreitheilung endet (STEENSTRUP). Dadurch wird ein Ankerapparat gebildet, vermittelst dessen die Eier bei ihrem Austritte zu Schnüren unter einander verkettet sind.

Außer JOH. MÜLLER s. vorzüglich W. MÜLLER, Jenaische Zeitschrift Bd. IX, woselbst die genaueste Darstellung gegeben ist. Über den Hermaphroditismus von

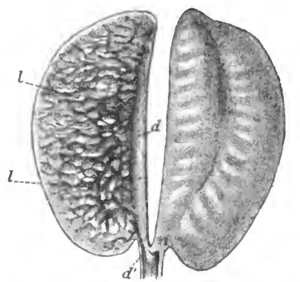
Myxine s. CUNNINGHAM, Quart. Journal of Microsc. Sc. Vol. XXVII. FR. NANSEN Bergens Museums Aarsberetning for 1887. 1888.

Mit dem Nachweise der *Zwitterbildung bei Myxine* ist eine für den Geschlechtsapparat der Vertebraten höchst wichtige Frage berührt, welche auch durch die Verhältnisse der Ausführwege bei den Gnathostomen Bedeutung erhält. Es kann aber daraus fürs Erste noch nicht auf einen ursprünglich allgemein hermaphroditischen Zustand der Vertebraten geschlossen werden, weil die Einrichtung doch nur in sehr enger Begrenzung auftritt, zumal bei einem in parasitischer Lebensweise sich findenden Organismus. Immerhin muss jene Thatsache zur weiteren Nachforschung Anregung geben.

Die durch den Mangel besonderer Ausführwege charakterisirten niederen Zustände bleiben unter den Selachiern bei *Laemargus* erhalten. Dessen paarige Keimdrüsen nehmen den vorderen Abschnitt des Rumpfcöloms ein und werden durch Peritonealfalten zur Seite des Mesogastriums an der dorsalen Cölomwand befestigt. Die Ovarien sind in zahlreiche, schräg sich überdeckende Lamellen gefaltet. Schmaler und einfacher erscheinen die Hoden. Eier und Sperma werden wohl ins Cölom entleert und durch die beiden Pori abdominales, die innen neben dem Enddarm beginnen, nach außen befördert.

Auch unter den *Teleostei* werden noch solche Verhältnisse, allerdings nur für den Eierstock, angetroffen bei den Salmonen, Muränoiden und einzelnen Anderen. Jedes Ovar erstreckt sich in bedentender Ausdehnung durch das Cölom. Die *Aale* besitzen es als einfache gefaltete Platten, an deren lateraler Fläche die Eibildnng erfolgt. Durch Lamellenbildung an der lateralen Fläche des Ovars besteht bei *Salmonen* eine Complication. Von den Platten des Eierstockes erheben sich Fortsätze, in welchen Eier sich ausbilden und bei Erreichnng eines gewissen Umfanges noch wie durch einen Stiel mit der Ovarialplatte in Znsammenhang stehen. Durch Bersten der sie umschließenden Theka gerathen sie in die Bauchhöhle, von wo der Porus abdominalis die Ausleitung besorgt.

Fig. 321.



Ovarium von Silurus glanis. Linkerseits mit der Umhüllung, welche vom rechten Ovarium entfernt ist. *l*, *l* vorspringende Läppchen des Eierstockes mit den Eiern. *d* *d'* Ausführwege.

Unter den niederen Befnnden sind sehr mannigfaltige Verhältnisse verbreitet, von denen wir eines Zustandes noch gedenken wollen, da er wohl vielen anderen zu Grunde liegt. In Fig. 321 sehen wir das linke Ovarium von einer der Cölomwand angehörigen Hülle umschlossen, welche in den Ausführweg übergeht. Rechterseits lässt die Entfernnng dieser Hülle den ganzen Eierstock erkennen,

von welchem zahlreiche Läppchen mit den Eiern sich erheben. Der betreffende Ausführweg ist geöffnet. Ob und in wie fern an jenem Wege das excretorische System theilnimmt, ist nicht festzustellen. Es bleibt nur wahrscheinlich, dass jene Betheiligung nicht völlig verschwunden ist. Wenn auch manche neuere ontogenetische Untersuchung dies zu entscheiden scheint, so dürfen wir doch die Frage bezüglich der Teleostei noch *nicht für reif* erachten, da Ganoiden und Selachier ein anderes Verhalten darbieten. In dem Befunde des Ovars an sich wird jedenfalls ein niederer Zustand kund, mag die Zukunft andere als Ausführweg erscheinende, sehr primitive Bildungen oder Reste von untergegangenen Einrichtungen erweisen.

In wie fern die von RATHKE entdeckten Bauchfellseiten, welche bei Osmerus eperlanus zum Abdominalporus leiten, secundär erworbene Einrichtungen sind, bleibt noch festzustellen.

Über Laemargus s. W. TURNER, Journal of Anat. and Phys. Vol. VII u. VIII. Für die Teleostei s. RATHKE, J. MÜLLER (Ganoiden), BROCK u. A.

Keimdrüsen mit Ausführwegen durch Theilnahme der Excretionsorgane.

§ 373.

Die Vermittelung des Cöloms bei der Beförderung der Keimstoffe aus den betreffenden Drüsen nach außen führt zu Sonderungen, welche von nun an für die Gestaltung besonderer Ausführwege maßgebend werden. Solche kommen in zweifacher Weise zur Ausführung. Ein wahrscheinlich allgemein von der Vorniere erhaltener, mit dem Urnierengang in Verbindung gebliebener Canal bildet den Anfang des *Müller'schen Ganges*, der, wie wir bereits bei der Urniere hervorhoben, durch eine mehr und mehr vom Urnierengang erfolgende Abspaltung hervorgeht. Die verschiedenen Stadien dieses Vorganges zeigten sich nur in dauernder Ausbildung in einzelnen Abtheilungen. Die völlige Ablösung vom Urnierengang und die selbständige Ausmündung ist *das Ende der Phylogenese des Müller'schen Ganges*. Er wird beim weiblichen Geschlecht zum *Eileiter* oder *Oviduct*, bleibt aber auch im männlichen, obwohl mehr oder minder rudimentär erhalten. Der ursprünglich beiden Verrichtungen dienende Urnierengang sondert also durch Arbeitstheilung einen neuen Canal von sich ab. Indem der Oviduct die aus dem Verbande mit dem Ovar sich lösenden Eier mit seinem abdominalen Ostium, welches ein umgebildetes *Nephrostom* vorstellt, aufnimmt, bleiben hier die primitiven Zustände noch so weit erkennbar, als das Ei doch noch einen Theil des Cöloms zu passiren hat und seine Aufnahme ins Oviduct durch Vermittelung des letzteren bewerkstelligt, gleichviel ob eine geringe oder eine größere Cölomstrecke dabei in Betracht kommt.

Eine *andere Art von Ausleiteweg* kommt beim *männlichen Geschlecht* zu vollständiger Ausbildung und verbindet den Hoden mit der Urniere. Ontogenetisch bilden sich von jener her Zellstränge, welche sich, gegen den Hoden zu erstreckend, mit diesem Verbindungen eingehen, wobei sie unterwegs nur unter einander communiciren können. Sie gelangen schließlich in den Hoden selbst und, indem sie

dessen secretorische Theile aufnehmen, werden sie zu den Ausführwegen des Sperma. Dieses wird durch die Canäle der Urniere zugeleitet, deren Ausführgang den *Samenleiter*, das Vas deferens, bildet. So tritt ein verschieden umfänglicher Abschnitt der Urniere in den Dienst des Geschlechtsapparates, und wenn er auch noch anfänglich seine primitive Function beibehält, giebt er sie doch allmählich auf und gestaltet sich, auch räumlich dem Hoden enger angeschlossen, zum *Nebenhoden, Epididymis*.

Die Ontogenese zeigt die Verbindung der Urniere mit dem Hoden in einer phylogenetisch sehr wenig verständlichen Art, denn die Entstehung jener Canälchen, die schließlich das Hodennetz bilden, kann doch nicht als ein zumal im ersten Beginn beziehungsloses Auswachsen gedacht werden, welches wie durch Zufall in den Hoden gelangt. Es ist daher für jene Vorgänge und ihre Producte eine andere Einrichtung vorauszusetzen, die den Vorläufer abgab. Wir wissen von der Entstehung in MALPIGHI'schen Körperchen der Vorniere, dass sich durch Aufnahme von Cölompartien Nephrostome bilden, abgeschnürte Theile des Cöloms, die dann mit den Canälchen der Vorniere in Zusammenhang stehen. Ähnliche Abschnürungen von vielleicht rinnenförmigen Cölomstrecken, die vom Hoden gegen die Wimpertrichter der Urniere leiteten, mögen die Anlage jener Canäle gebildet haben (SEMON). Indem wir auch hier das Cölomepithel in Anspruch nehmen, postuliren wir damit principiell nichts Neues, denn die Ontogenese zeigt ja doch Abkömmlinge des Cölomepithels, die Urnierencanälchen, bei der Entstehung jener Canäle in Wirksamkeit. Es liegt dann ontogenetisch eine verkürzte Entwicklung vor: die Canäle, die phylogenetisch erst Rinnen waren, werden nicht mehr als solche angelegt, sondern gehen aus Strängen hervor, welche jene repräsentiren und, was die Hauptsache, aus dem gleichen Material bestehen.

Diese dem männlichen Geschlecht zukommenden Einrichtungen werden in ihrem ganzen Umfang auch im weiblichen angelegt, ohne jedoch zu einer Function zu gelangen. Sie finden sich dann mehr oder minder deutlich als rudimentäre Organe am weiblichen Apparate vor.

Die Abstammung des vordersten Endes des MÜLLER'schen Ganges aus der Vorniere ist zwar nur für die niederen Abtheilungen der Cranioten erwiesen, aber von da her ist der Schluss auf die höheren erlaubt, da eine Annahme diphyletischer Entstehung jenes Ganges, so wie die Thatsachen gegenwärtig liegen, unstatthaft wäre. Es muss also in weit zurückliegenden Perioden die Vorniere auch für die Geschlechtsorgane Bedeutung besessen haben. Ob die Erhaltung des MÜLLER'schen Ganges beim männlichen Geschlecht auf eine für dieses geleistete Function, die nur in der Ausleitung des Sperma beruht haben könnte, zurückzuführen ist, ist nicht festzustellen. Ebenso bleibt unbestimmt, ob die Urnierenverbindung mit der weiblichen Keimdrüse einmal einen Ausleiteapparat der Eier vorgestellt hatte, der dann zeitlich primitiver als der von der Vorniere ausgehende wäre. Dann hätte man sich den MÜLLER'schen Gang nur mit seinem Vornierenabschnitte in Zusammenhang mit dem Urnierengange, aber in einer anderen Function stehend vorzustellen.

Bezüglich der Sonderung der Geschlechtsgänge verweise ich theils auf die bei der Vorniere und der Urniere angeführte Literatur, theils auf jene, die der Darstellung der einzelnen Hauptabtheilungen beigefügt ist.

Verhalten bei Fischen.

§ 374.

Die Ausbildung der Ausleitewege für die Geschlechtsproducte ist bei den Selachiern (Laemargus ausgenommen) auf eine hohe Stufe getreten.

Im *weiblichen Apparate* erscheinen die *Ovarien* weit vorn in der Bauchhöhle anfänglich als längliche, später platte Körper, deren laterale Fläche die Keimstätte ist, durch die Ausbildung der Eier in bedeutendem Volumen und traubiger Gestaltung. Obwohl paarig angelegt, ist das linke häufig kleiner und überlässt bei manchen (Scyllium, Galeus, Mustelus, Carcharias) dem rechten die Function, so dass dieses dann, oft in mediane Lage gelangend, allein zur Ausbildung kommt.

Der *Oviduct*, dessen Sonderung von dem Urnierengange wir früher betrachteten, bleibt in der Regel paarig, auch beim Bestehen nur eines Ovars. In dem bei Echinorhinus vertretenen niedersten Zustande bildet es einen jederseits in der Nähe des Ovars mit einem weiten abdominalen Ostium beginnenden, gleichmäßig verlaufenden Canal, der getrennt und sehr verengt in die Cloake mündet (Turner). Die durch eine Peritonealfalte nur angedeutete Verbindung der beiderseitigen abdominalen Mündungen kommt bei anderen zu einer Verschmelzung, zu einer dicht hinter dem Herzbeutel gelegenen Öffnung, und am übrigen Oviducte treten Sonderungen hervor, welche zu den Eiern Beziehungen erhalten. Von zwei Abschnitten bleibt der mit dem Ostium abdominale beginnende in der ursprünglichen Verrichtung, indess die letzte Strecke, in welcher das Ei jeweils länger verweilt, sich erweitert, mit Modificationen in der Structur ihrer Wandungen. In diesem Abschnitte findet bei den lebendige Junge Gebärenden die Entwicklung statt, daher man ihn Uterus benannte. Vor diesem Abschnitte bald näher, bald entfernter davon, ist bei den meisten Selachiern ein Drüsenapparat in der Schleimhaut des Oviductes entfaltet, welcher zwar auf eine meist schmale Zone beschränkt ist, jedoch eine voluminösere Entfaltung annimmt, die sogenannte *Eileiterdrüse*. Sie springt bald ringförmig vor (Acanthias, Scymnus), bald in zwei Lappen gesondert (Rhinobatus), oder auch größere Ausbuchtungen darstellend. Ihr Secret liefert die zur Schale der Eier erforderliche Substanz; demgemäß ist sie bei den Eierlegenden am bedeutendsten entfaltet. Die beiden Uteri stehen häufig in äußerlichem Zusammenhange oder convergiren etwas gegen einander, besitzen aber getrennte Mündungen in die Cloake (E. Bruch).

Der männliche Apparat zeigt die *Hoden* in ähnlicher Lage, wie sie die Ovarien besaßen, und ebenso durch eine Peritonealfalte befestigt. Zuweilen besteht eine gelappte Beschaffenheit. Aus dem Hoden leiten feine Vasa efferentia zu dem gleichfalls vom Bauchfelle überkleideten, wenig voluminösen *Nebenhoden*, welcher aus dem vorderen Theile der Niere entstand. Aus diesem geht das alsbald in Windungen gelegte Vas deferens hervor, der Urnierengang, welchem die übrige Niere durch Sammlung ihrer Canälchen in einem gemeinsamen Canal sich entzogen hat. Er verläuft meist einwärts von der Niere oder auf derselben und nimmt auf diesem Wege an Weite zu, wobei sein Lumen auf der letzten Strecke mit

ringförmigen Faltenvorsprüngen besetzt ist. Dieser letzte Abschnitt verläuft gerade und stellt in seiner zuweilen recht bedeutenden Erweiterung (Squatina) eine *Vesicula seminalis* vor. Aus jeder setzt sich ein engerer Canal, der auch den Ausführgang der Niere aufnimmt, zu einer an der dorsalen Wand der Cloake vorragenden Papille fort, wo die beiderseitigen gemeinsam ausmünden. In den Hauptpunkten des Geschlechtsapparates stimmt auch *Chimaera* mit den Selachiern überein, selbst die Eileiterdrüse ist vorhanden.

Wenn wir hier die Ganoiden anreihen, so geschieht dies nicht sowohl wegen eines etwa vorhandenen directen Anschlusses hinsichtlich der Geschlechtsorgane, als vielmehr wegen des besseren Verständnisses, das den letzteren durch die Vergleichung mit dem vollständigen gesonderten Organsystem der Selachier wird. In beiderlei Geschlechtern bieten die Ganoiden ein Stehenbleiben auf einer niederen Stufe, wie sie bei den Selachiern nicht mehr vorkommt, und von da aus entstehen manche einseitige Differenzirungen.

Von den *weiblichen Organen* zeigen sich die *Ovarien* in bedeutendem Umfange als breite, in Falten gelegte Platten, in denen eine reichlichere Eibildung statt hat. Die Kleinheit der, weil mit weniger Dotter versehenen, Eier wird durch die viel größere Menge derselben compensirt, und dem entspricht die Ausdehnung der Ovarien besonders bei den *Sturionen*. Diese bieten auch bezüglich der Ausführwege niedere Zustände. Eine meist weitere Trichtermündung schließt sich verengert an den blasenartig erweiterten Ausführgang der Niere an und entspricht einem Oviducte. Wir dürfen dieses wohl mit einem MÜLLER'schen *Gange* vergleichen, *welcher sich unvollkommen vom Urnierengange getrennt hat*, denn jener Harnausführweg leitet sich vom Urnierengang ab. Jenes Oviduct zeigt auch in seiner Kürze ein Stehenbleiben auf tieferer Stufe, indem es mit dem Wachsthum des Urnierenganges nicht gleichen Schritt hielt und dadurch relativ weit nach hinten zu liegen kommt.

Fig. 322.

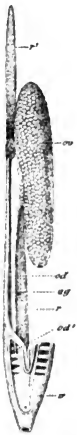
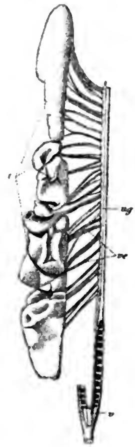


Fig. 323.



Urogenitalsystem von Lepidosteus.

Weibliche Harn- und Geschlechtsorgane. *ov* Ovarium. *od*, *od'* Oviduct. *ug* Urogenitalcanal. *r*, *r'* Nieren. *v* gemeinsames Ende der Ausführwege.

Männliche Harn- und Geschlechtsorgane. *t* Hoden. *ve* Vas efferentia. *ug* Urogenitalcanal. *v* wie vorher.

Anderer Art sind die Ausführwege bei *Lepidosteus*. Die Ovarien (Fig. 322) bilden hier längliche Säcke, deren Wandung in der Mitte der Länge sich in einen

dünnwandigen Canal fortsetzt, welcher gleichfalls in den Harnausführweg einmündet (BALFOUR und PARKER). Wir haben dadurch Grund, in diesen Canälen MÜLLER'sche Gänge zu sehen und, im Zusammenhang mit einem an der Keimdrüsenanlage beobachteten Vorgange, die Aufnahme sowie Anlage des MÜLLER-schen Ganges anzunehmen. Dadurch würde eine neue Art des weiblichen Apparates constituirt.

Was den *männlichen Apparat* (Fig. 323) der Ganoiden betrifft, so zeigt dieser, so weit er näher bekannt, gleichartige Verhältnisse. Die bandartigen, mehr oder minder gelappten Hoden (*t*), welche die Stelle der Ovarien einnehmen, lassen bei Acipenser wie bei Lepidosteus feine, das Mesorchium durchsetzende Vasa efferentia (Fig. 323 *ve*) erkennen, welche zur Niere leiten. Es ist also von der letzteren, welche die Urniere ist, die gleiche Verbindung mit dem Hoden zu Stande gekommen wie bei den Selachiern, allein mit dem Unterschiede, dass *nicht ein besonderer Abschnitt*, die *sexuelle Portion der Urniere*, jene Ausführwege aufnimmt. Die Urniere ist noch nicht in jene Sonderung eingetreten, die ihren vorderen Abschnitt zum »Nebenhoden« stempelt; wenn auch ihr hinterster Theil jener Verbindung entzogen bleibt und dadurch nur der Harnsecretion dient, so ist sie doch größtentheils zugleich Ausführweg für das Sperma, und der Urnierengang fungirt als Samenleiter. Ein MÜLLER'scher Gang kommt aber auch dem männlichen Geschlechte, wenigstens bei Acipenser und Spatularia, zu, als ein kurzer, trichterförmiger ins Cölom mündender Anhang des erweiterten Urnierenganges.

Der im Vergleich mit den Selachiern niedere Zustand im Geschlechtsapparate der Ganoiden ist zu einer Ableitung der ersteren von den letzteren nicht verwerthbar denn es bestehen in ihm manche nicht zu den Selachiern hinführende Einrichtungen. Der Ausgang der Selachier-Einrichtungen muss vielmehr in einem viel weiter entfernten Zustande gesucht werden, wie ja in der That der Rest eines solchen bei Laemargus (S. 487) erhalten blieb.

Die bei *Lepidosteus* bestehende directe Verbindung des Ovars mit einem Ausführwege, den wir als MÜLLER'schen Gang deuteten, bedarf noch insofern genauerer Prüfung, als ontogenetisch nur der vorderste Abschnitt des neuen Apparates bekannt ist. Die Keimfalte bildet eine stark vorspringende Lamelle, die auf ihrer lateralen Oberfläche das Keimepithel und die ovariale Anlage trägt. An ihrem freien Rande schlägt sich ein Fortsatz zurück und steht, wenigstens auf einer Strecke, mit einem ihm dorsal entgegenkommenden Peritonealfortsatze in Verbindung, so dass auf dieser Strecke eine Sackform gebildet wird, an deren einer Wand der künftige Eierstock vorspringt. Ob dieser Vorgang in ähnlicher Weise distal sich fortsetzend zur Entwicklung des Oviductes führt, ist unbekannt. Ist dies der Fall, so wäre hier in der Bildung des MÜLLER'schen Ganges keine Abspaltung vom Urnierengange mehr vorhanden, sondern es bestände ein cänogenetischer Vorgang in der Art, wie wir ihn bei der Ontogenese des MÜLLER'schen Ganges von Amnioten antreffen.

S. über Lepidosteus BALFOUR u. W. N. PARKER, Philosoph. Transact. P. II. 1882. Ebenda finden sich auch Erwägungen anderer Modalitäten. HYRTL, Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Ganoiden.

§ 375.

An die Stelle der niederen Zustände, wie wir sie im Geschlechtsapparat einiger *Teleostei* bestehend fanden (s. oben), ist bei der großen Mehrzahl dieser Fische eine andere Einrichtung getreten, welche als die herrschende zu betrachten ist. Wir haben schon oben diesen Zustand besprochen und des Ovars wegen auch bildlich dargestellt (Fig. 321). *Keimdrüsen und deren Ausführwege stehen in continuirlichem Zusammenhang.* Darin liegt ein Anschluss an die beim weiblichen Apparat von Lepidosteus getroffene Organisation. Sie kommt bei Teleostei dadurch zur Ausführung, dass die zur Seite des Mesenteriums vor dem Urnierengang lamellenartig entspringende Keimfalte auf ihrer lateralen resp. dorsalen Fläche eine rinnenförmige Einsenkung erhält, welche in einen Canal sich umformt, den Binnenraum des späteren Organs (MACLEOD). In diesen Raum entleeren sich die Keimstoffe und werden durch die Vereinigung der beiderseitigen Organe zu einem gemeinsamen Abschnitt mit selbständiger oder mit dem Harnleiter verbundener Mündung nach außen befördert. Wenn wir bei der Bildung der weiblichen Organe von Lepidosteus durch Vergleichung mit anderen Ganoiden die Mitbetheiligung eines MÜLLER'schen Ganges annehmen durften, so ist eine solche hier minder sicher im Spiele, und es erscheinen die Einrichtungen bei den Teleostei noch weiter vom primitiven Ausgangspunkte entfernt.

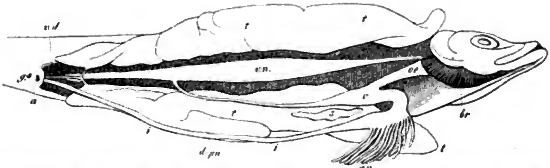
Die ausgebildeten Organe finden sich beim *weiblichen Geschlecht* größtentheils durch die *Ovarien* repräsentirt. Diese sind nach dem Vorbemerkten nicht mehr jenen der Selachier oder Störe homolog, sie verdienen daher die Bezeichnung: *Ovarial-* oder *Eiersack* (RATHKE). Sie liegen meist als längere Säcke, die aus ihrer ursprünglichen Lage mit der dorsalen Cölomwand abgedrängt sein können, zur Seite des Darmtractes, durch mehr oder minder breite Peritonealfalten mit der ursprünglichen Bildungsstätte in Zusammenhang. Häufig schiebt sich die Schwimmblase zwischen sie. *Nur eine kurze Strecke ist ausschließlich Ausführgang*, der mit dem anderseitigen zum gemeinsamen Endabschnitt zusammenfließt. Diese Verbindung kann sich auch auf die Eiersäcke selbst erstrecken, bis endlich nur das vordere blinde Ende die Trennung andeutet, oder äußerlich jede Trennungsspur verwischt wird. Hier wird dann oft noch die Duplicität des Organs durch eine Scheidung des Binnenraums ausgedrückt (Ammodytes tobianus, Anableps tetrophthalmus u. A.), doch kann auch diese verloren gehen, und das Organ ist auch innerlich zu einem einheitlichen geworden (z. B. bei Perca, Zoarces viviparus, Blennius gunnellus, Ophidium barbatum und Vasallii). Für diese Umgestaltungen sind nicht selten die Lagerungsverhältnisse als von maßgebendem Einfluss erkennbar.

Bezüglich der inneren Structur der Eiersäcke hat wieder die Art ihrer Ontogenese zum Verständnis zu dienen, indem die die Eier producirende Fläche, die von der Keimfalte aus der Innenseite des Organs zugekehrt wird, sich in verschiedenem Maße ausdehnt, auch vorspringende Falten erzeugt, die in die Länge oder in die Quere sich ordnen. Nicht bloß der Ausleitung dient der Binnenraum

des Ovarial- oder Eiersackes, er kann auch bei bestehender innerer Befruchtung die Eier während der Entwicklung des Embryo bewahren, wie dieses bei den lebendig gebärenden Teleostei der Fall ist (z. B. einzelne Arten von Zoarces, Sebastes, Anableps). Die Ausmündung findet sich in der Regel zwischen After und der Mündung der Harnorgane und kann in einzelnen Fällen sogar wie eine Röhre sich ausziehen (Rhodeus amarus u. A.).

Der *männliche Apparat* bietet in den *Hoden* in Lage und Ausdehnung ziemliche Übereinstimmung mit dem weiblichen, behält aber fast allgemein die Duplicität. In seiner Länge verläuft er gewöhnlich an der oberen Kante des Organs, lateral von der Wirbelsäule der Hilus. Meist durch eine Furche geschieden, aber zuweilen erst am hinteren Ende des Hodens, werden im Hilus die Ausführwege unterscheidbar, meist als Leiste, welche nach hinten über den Hoden hinaus sich

Fig. 324.



Geschlechtsorgane und Darmcanal von Clupea Harengus. *oe* Ösophagus. *e* Magen. *ap* Appendices pyloricae. *i* Darm. *a* Afteröffnung. *vn* Schwimmblase. *d.pn* Luftgang derselben, in den Blindsack des Magens mündend. *s* Milz. *t*, *t* Hoden. *vd* Ausführgang derselben. *g* Genitalporus. *br* Kiemen. (Nach Brandt.)

fortsetzt. Diese Ausführwege bestehen aus zahlreichen, zu einem Netze sich verbindenden Canälen, die allmählich in einen einzigen Canal, den Ausführgang, übergehen. Jedes *Vas deferens* verbindet sich mit dem anderseitigen, und der gemeinsame Canal mündet in verschiedener Art, am häufigsten mit den Harnausführwegen vereinigt, an einer Urogenitalpapille aus.

Mit dieser dem männlichen Geschlechte eigenen Verbindung des Urogenitalapparates hängt wohl die morphologische Verschiedenheit der Ausführwege zusammen, welche nach der Structur des *Rete testis* nicht auf die gleiche Entstehung wie die weiblichen Wege zurückzuführen sind.

Während in der speciellen Structur des Eiersackes zahlreiche Modificationen auftreten, ist für den Hoden eine beträchtliche Übereinstimmung beachtenswerth. Den Ausgang bilden allgemein folliculäre Gebilde, ähnlich wie sie den Selachiern zukommen. Diese Follikel gehen in terminal etwas erweiterte Schläuche über, welche in der Regel in radiärer Anordnung zum Hilus stehen und hier in das Netzwerk münden, aus welchem das *Vas deferens* entspringt. Dieser bei vielen Teleostei (Acanthopteri) bestehende Zustand erfährt bei anderen eine Umgestaltung, indem jene Schläuche unter einander Anastomosen bilden. So entsteht ein sehr irreguläres, hin und wieder auch erweiterte Strecken besitzendes

Netzwerk im Hoden, welches mit jenem der Ausführwege zusammenhängt (Cyprinoiden und andere Physostomen, aber auch Lota vulgaris u. a. m., Brock). Im Ganzen genommen bieten die Knochenfische fortschreitend von den Ganoiden her Vereinfachungen, man könnte sagen Rückbildungen, aber nichts Fremdes zeichnet die Reihe aus.

Die rasch ablaufende Function der Geschlechtsorgane der Teleostei lässt in Concurrenz mit der Massenproduction von Zeugungsstoffen in jenen Organen eine gewisse *Periodicität* der Ausbildung und Rückbildung zum Ausdrucke kommen, wie sie sonst bei Wirbelthieren nicht in gleichem Maße erscheint. Nach beendeter Laichzeit tritt in beiden Geschlechtern wie am Umfang, so auch bei der Structur eine regressive Veränderung auf, die bis zu einem hohen Grade fortschreitet. Besonders der männliche Apparat tritt auf eine sehr tiefe Stufe zurück und wird dann oft schwer unterscheidbar. Dabei ist ebenso die Textur betheiligt, bei der ein großer Theil der Formelemente vollständig verschwindet, um in der Vorbereitung zur folgenden Laichperiode wieder aus neuen Sonderungen hervorzugehen.

Die *Vergleichung des Geschlechtsapparates der Teleostei* mit den bei Selachiern und Ganoiden bestehenden Einrichtungen ist durch die bis jetzt sehr ungenügende Kenntnis der Ontogenese außerordentlich erschwert. So wenig man zu jenen anderen Abtheilungen eine directe Verbindung herzustellen vermag, eben so wenig darf man behaupten, dass solche Beziehungen gar nicht beständen, und dass etwas absolut Neues vorliege. Man hat also nur mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zu rechnen. Für die *weiblichen Organe* scheinen die nächsten Anknüpfungen mit Lepidosteus zu bestehen. Wenn hier die Ausführwege, was jedoch noch nicht vollkommen gewiss, durch den Müller'schen Gang geleitet werden, so ist auch für die Teleostei das Gleiche vorauszusetzen, wie das bereits Waldeyer annahm. Die Ovarialplatte faltet sich bei Lepidosteus wie bei den Teleostei ein, aber bei ersterem kommt noch eine lange, als Oviduct fungirende Strecke hinzu, welche bei Teleostei ausnehmend kurz ist. Es würde also bei diesen der größte Theil des Eiersacks von der Ovarialplatte ausgehen. Auf welche Weise eine Verbindung des Müller'schen Ganges mit dem Ovar sowohl bei Lepidosteus als auch bei Teleostei zu Stande kommt, ist noch unermittelt, da das Augenmerk des Beobachters bisher nur auf die Ovarialplatte gerichtet war.

Für die *männlichen Organe* ist es unsicher, ob auch hier eine Einrollung der Keimplatte zu Grunde liegt. Die Netzstructur der Ausführwege verweist auf eine Vergleichung mit den Ganoiden, wo freilich noch die Urniere der Ausleitung dient. Jedenfalls ist bei den Teleostei die Sonderung der Hodenausführwege bis auf die letzte Strecke vollzogen, und es scheint ihnen eine selbständige Anlage zuzukommen, doch ist die Nachbarschaft des Hilus des Hodens mit der Urniere ein Umstand, den künftige Untersuchungen der Ontogenese des Organs ebenso wie die terminale Verbindung mit dem Urnierengange zu beachten haben werden. Bis dahin wird mit einer vergleichenden Deutung, weil der sicheren Unterlage entbehrend, zurückzuhalten sein.

In der Gestaltung der *Ovarien* kommen durch Verschiedenheit der Länge und Stärke zu den angeführten mannigfachen Zuständen noch neue hinzu. Auch in der Lage sind wechselvolle Verhältnisse vorhanden. Die Organe überschreiten den sonst dem Rumpfcölom gebotenen Raum und können sich unter die Muskulatur des Schwanzes erstrecken (Pleuronectiden). Die an der Innenfläche des Ovars ausgebildeten Falten lassen die Eier bei der Reife von der Oberfläche vorspringen, wobei sie von einer blutgefäßreichen Theca umschlossen sind. Durch Bersten der letzteren erfolgt die Ablösung.

In der *Ovarienstructur* macht sich der Umfang sowie die Anordnung der keimerzeugenden Flächen in vielen Modificationen geltend. Die niedersten Zustände

werden wir vielleicht in jener Form sehen, wo der Ausleiteweg zum größten Theile noch selbständig ist, indem nur an einer beschränkten Stelle ein Zusammenhang des Ovarialschlauches mit dem eigentlichen Ovarium besteht (Ophidium barbatum, Lapadogaster bicilatus, Scorpaena scrofa). Hier hat die Keimstätte, wenn auch faltig weit ins Innere des Schlauches vorspringend, doch nur in geringem Maße die Wand des Schlauches in Anspruch genommen, indess sie sich sonst über größere Strecken der letzteren ausgedehnt hat. Dann besteht bald eine mehr gleichmäßige Vertheilung an der Innenfläche (Blennius viviparus), bald bestehen blättrige Falten. Diese sind entweder in longitudinaler Richtung ausgebildet und besetzen die Wand ringsum, so dass ein centraler Canal besteht (Sargus annularis, Pagellus erythrinus, manche Scomberoiden, auch Serranus-Arten u. A. m.), oder die Falten springen nicht in der ganzen Circumferenz vor und lassen eine Strecke der Ovarialwand frei (seitlicher Ovarialcanal, Box salpa). Aber auch in der Querachse können die Falten verlaufen, und zwar bald ringsum, so dass ein axialer Canal entsteht (Perca fluta, Lucioperca sandra, Cepola rubescens, Auper haecuru, Alosa finta u. A.), bald mit Freilassen eines lateralen Canals (Cyprinoiden, Esox, Trigla u. A.), endlich besteht ein anderer Modus durch die Erhaltung des Keimepithels auf wie eingerollt einspringenden (1—2) Längsfalten (Lophobranchier). Die Art der Verbreitung dieser mannigfaltigen Befunde lehrt, dass sie innerhalb engerer und engster Abtheilungen erworben sind.

Für den Bau des *Hodens* sind höchst einfache Zustände bei Lophobranchiern bemerkenswerth. Bei Syngnathus bilden sie nämlich lange, terminal mit einander verbundene Schläuche mit glatten Innenwänden (v. SIEBOLD, BROCK). An den Ausführwegen machen sich hin und wieder accessorische Bildungen bemerkbar. So finden sich dem Ende des Hodens dicht angeschlossene, bei Gobius spongiös gebaute Anhänge, welche ursprünglich wohl ein Theil des Hodens selbst waren. Eine Erweiterung am Ende jedes Vas deferens stellt eine Vesicula seminalis vor (Mullus barbatus), während eine ähnliche Erweiterung auch an dem aus der Verschmelzung beider Vasa deferentia gebildeten Canale vorkommen kann (Cobitis fossilis). Oder es bestehen solche Erweiterungen zugleich mit ramificirten Anhängen (Blennius gattorugina). Hier besteht auch eine getrennte Ausmündung jedes Vas deferens.

Manche früher als unpaar angegebene Hoden haben sich nur als eng verbundene erwiesen (Perca), auch bei manchen Blenniern und bei Ammodytes tobianus. Die Reduction eines Hodens scheint bei Mormyrus oxyrhynchus zu bestehen.

Über den Geschlechtsbau der Teleostei s. RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. II. 1824, dann Archiv f. Anat. u. Phys. 1836. S. 170. AGASSIZ und VOGT, op. cit. Außer den bei den Harnorganen angeführten Abhandlungen HYRTL's s. C. VOGT u. PAPPENHEIM, Ann. sc. nat. Sér. IV. T. XI. WALDEYER, Eierstock und Ei. Leipzig 1870. Vorzüglich J. BROCK, Morph. Jahrb. Bd. IV. Derselbe (Muraenoiden), in Mittheil. d. Zoolog. Stat. z. Neapel. Bd. II. NUSSBAUM, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. S. 21. J. MACLEOD, Archives de Biologie. T. II. K. 497. C. VOGT, Archives de Biologie. T. III. K. 241.

Eine der eigenthümlichsten Erscheinungen im Geschlechtsapparate der Teleostei ist das Vorkommen *hermaphroditischer Zustände*, wie sie in vielen Arten der verschiedensten Abtheilungen bekannt geworden sind. Am genauesten ist dieser Befund bei der schon von ARISTOTELES als hermaphroditisch bezeichneten Gattung *Serranus* beschrieben, wo ein hufeisenförmig gestalteter Hoden bei mehreren Arten dem Ovarium eingefügt ist. Vergl. DUFOSSÉ, Ann. sc. nat. Sér. IV. T. V.

Der als Hoden fungirende Abschnitt der Keimdrüse bildet einen Bestandtheil derselben, ebenso gut wie die anderen Eier erzeugenden Partien. Die Ausdehnung des männlichen Theiles an dem Eierstocke ist bei den einzelnen Arten verschieden, er kann sich aber in der ganzen Länge des Ovars vorfinden. Eine für Hoden und Eierstock gleich weite Ausdehnung besteht bei *Chrysophrys serratus*, bei welcher der

Hermaphroditismus gleichfalls als constant angegeben ward (SYRSKI). Beim Karpfen und auch bei anderen Fischen ist zuweilen eine ähnliche Zwitterdrüse vorhanden.

S. ECKER, Untersuch. z. Ichthyologie. Freiburg 1857. Über solche Vorkommnisse s. auch MALM, Oefversigt af Kongl. Vetensk. Acad. Förhandl. Stockholm 1877. M. WEBER, Ned. Tijdschr v. d. Dierkunde, ebenda auch die Literatur.

Durch die bei den Wirbelthieren sonst allgemein durchgeführte sexuelle Differenzirung der Individuen sind uns Vergleichungsobjecte in diesem Thierstamme entzogen, und man wäre gezwungen, solche in entfernteren Abtheilungen aufzusuchen, wenn dadurch eine bessere Einsicht in die Bedingungen jenes Zustandes zu gewinnen wäre. Eine solche bleibt aber schon durch den weiten Abstand der Organisationen der Vertebraten von jener hermaphroditischer Wirbelloser kaum zu erwarten, und an Rückschläge wird aus dem genannten Grunde nur schwer gedacht werden dürfen. Wir betrachten daher die Zwitterbildungen der Teleostei als eine noch der Erklärung harrende Erscheinung.

Beginn höherer Einrichtungen.

Amphibien.

§ 376.

Während bei Ganoiden für den Geschlechtsapparat manche noch unter die Mehrzahl der Selachier zurückgreifende Verhältnisse sich ergaben und bei den Teleostei eigenthümliche, aber doch in der von Selachiern beginnenden Reihe sich ordnende, völlig aufgeklärte Zustände herrschen, tritt bei den Dipnoern an den Fortpflanzungsorganen wieder eine Anzahl von Besonderheiten hervor.

Wie allen Organsystemen dieser Gruppe eine eigene Stellung zu Theil wird, welche tiefer herabreicht als die der vorerwähnten Abtheilungen, so auch dem Urogenitalsystem. Erst den Amphibien kommen bestimmtere Anschlüsse an die höheren Abtheilungen zu, daher wir nach Übergehung jener mit den Amphibien die genauere Darstellung beginnen. Das Urogenitalsystem erstreckt sich durch die Leibeshöhle, *im Allgemeinen angepasst an deren Gestalt*, die auch durch den Inhalt vorzüglich des weiblichen Apparates an Eiern beeinflusst sein kann. Das einheitliche Rumpfcölom theilen die Amphibien mit den Fischen.

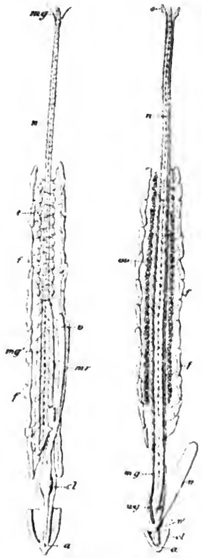
Für die phylogenetische Sonderung des Geschlechtsapparates, besonders in Bezug auf seine Ausführwege haben sich bei den Amphibien vollständigere Zeugnisse erhalten als bei Teleostei und Ganoiden. In mancher Hinsicht, so vorzüglich im Verhalten des *weiblichen* Apparates, bestehen an die Dipnoer (Protopterus) Anklänge, aber diese betreffen mehr die Übereinstimmung mit niederen Zuständen als gemeinsame Sonderungen. Man siehe darüber Näheres auch bei der Niere (S. 440).

Die Ovarien erhalten sich allgemein paarig vor der Niere befestigt bei den Gymnophionen als platte, meist langgestreckte Körper. Längliche Schläuche stellen sie bei den Urodelen vor, bei denen ebenso wie bei den Anuren ein breites Mesenterium sie festhält und da Faltungen bilden lässt. Der Ausbildungszustand und die Menge der Eier beherrschen auch hier ihren Umfang.

Von dem medialen Rande der Niere her bestehen rudimentäre Canalbildungen, welche jedoch das Ovar nicht erreichen, Einrichtungen, die im männlichen Geschlechte das Hodennetz vorstellen und in vollkommener Ausbildung als Ausführwege des Hodens in Function stehen.

Fig. 325.

A. B.



Coecilia (Epicrium glutinosum). A männlich, B weiblich. *mg* MÜLLER'scher Gang. *mg'* Drüsenabschnitt desselben. *t* Hoden. *f* Fettkörper. *n* Niere. *r* Harnblase. *cl* Cloake. *a* After. *o* Mündung des MÜLLER'schen Ganges, Ostium Tubae. *ov* Ovar. *ug* Urnierengang. *mr* Muskel. (Nach SPENGEL.)

Der *Müller'sche Gang* (Fig. 325 *mg*) hat sich wie bei Selachiern zum Eileiter entfaltet, nimmt bei den Gymnophionen längs der Niere seinen Weg, bei Urodelen und Anuren sich weit davon entfernend. Anfänglich allgemein gestreckt, bildet er in späterer Zeit Windungen. Sein *Ostium abdominale* liegt weit vorn, an der vorderen Grenze der Leibeshöhle, nur bei einigen Urodelen (Proteus und Batrachoseps attenuatus) ist jene Mündung weiter nach hinten gerückt. Mit der die Windungen bedingenden Verlängerung des Eileiters steht auch die Ausbildung von *Drüsen* in seiner Wand in Zusammenhang. Deren Secret liefert die Umhüllung der Eier. Bei Anuren kommt dieser Apparat zur reichsten Entfaltung. In der Regel verhalten sich die Eileiter ziemlich gleichmäßig bis zu ihrem Ende an der dorsalen Cloakenwand, wo beide von einander getrennt und auch von den Harnausführwegen geschieden ausmünden. Bei den *Anuren* endet der Drüsenreichthum vor dem letzten Abschnitte des Eileiters mit ziemlich scharfer Grenze. Die letzte Strecke erhält eine andere Bedeutung, indem sie der Gruppirung der Eier in Schnüren oder deren Vereinigung zu Klumpen dient. Eine Annäherung der beiderseitigen Oviductmündungen auf einer gemeinsamen Papille (Hyla) führt zur Vereinigung, woraus eine Verschmelzung zu einem gemeinsamen Abschnitte hervorgeht (Bufo, Alytes). Sonst bewahren auch die Anuren die gesonderte Mündung.

Wohl mit der ursprünglichen Entfaltung der Ovarien in Zusammenhang steht die Entstehung eines mit Plattenepithel ausgekleideten *Binnenraums* zwischen den beiden mesenterialen Platten derselben. Dieser geschlossene Sack bleibt bei den Urodelen einheitlich, auch noch bei Pelobates unter den Anuren. Bei den anderen Anuren ist er durch quere Septa in eine verschieden große Zahl von Kammern getrennt: 3—4 besitzt Alytes, gegen 30 Bufo.

Am vorderen Ende des Ovars besitzt *Bufo* in Jugendzuständen einen compact bleibenden Abschnitt, dessen Inhalt aus großen, gedrängt beisammenliegenden Zellen

besteht, welche wahrscheinlich nicht zur Entwicklung kommende Eier vorstellen. Bei älteren Thieren erfährt dieses Organ, dem wir auch im männlichen Geschlechte begegnen, eine Rückbildung.

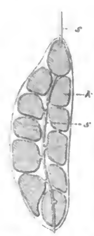
Die aus dem Keimepithel sich sondernden Eier werden von der dünnen Ovariallamelle umgeben, aus welcher sie sich bei erlangter Reife ablösen.

Die Ausbildung des Drüsenapparates im *Eileiter* zeigt sich auf sehr verschiedenen Stufen, wozu noch die für die Laichzeit bestehende periodische Ausbildung und die ihr folgende Rückbildung kommt. Es sind dicht gedrängte, cylindrische, am Ende gabelig getheilte Schläuche (Rana), deren Zellen eine außerordentliche Imbibitionsfähigkeit besitzen (E. NEUMANN, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. S. 372).

Anpassungen des letzten Eileiterabschnittes an die Entwicklung der Jungen bestehen bei *Salamandra atra* nicht nur in einem weiteren Lumen jenes Theiles, sondern auch in bedeutenderer Muskulatur. Man hat ihn demgemäß als *Uterus* bezeichnet.

Am männlichen Apparate begegnen wir den *Hoden* in ähnlicher Lage, wie sie die Ovarien besaßen, in die Länge gestreckt; bald aus einer Reihe scheinbar von einander gesonderter Abschnitte, bald auf größeren Strecken im Zusammenhange finden sie sich bei den *Gymnophionen* und in jener Gestaltung in Anpassung an die Körperform. Lange cylindrische Form findet sich auch noch bei den Hoden der ichthyoden *Urodelen*, doch sind sie bei anderen in mannigfachen Zuständen anzutreffen, häufig nach hinten verdickt, vorn spitz verlaufend, bei Salamandra und Triton in mehrere hinter einander liegende Abschnitte getheilt, welche auch durch verschiedene Farbe sich unterscheiden. Einheitlich sind die Hoden der *Anuren*, wenn auch die Form von der cylindrischen (Bufo) bis zur kugligen (Alytes) variirt. Ein meist kurzes Mesorchium hält sie allgemein medial vor der Niere befestigt.

Fig. 326.



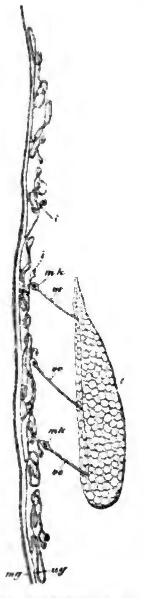
Längsschnitt durch die Hodenmasse von Coecilia. *k* Hodenkapseln. *s* Sammelgang. (Nach SPENGEL.)

In der Structur der Hoden bilden sich die primitiven Follikel, wie wir sie bei den Selachiern sehen, am wenigsten bei den *Gymnophionen* modificirt. Sie verbinden sich hier mit einem den ganzen Hoden durchziehenden Sammelgange (*s*), den sie umlagern und an welchem sie bei der Sonderung des Hodens in einzelne Abschnitte in entsprechende Gruppen vertheilt sind. Gedrängter und dadurch mehr zu Schlauchform umgestaltet, finden sie sich bei den *Urodelen*, wo sie bald radiär den Sammelgang umstehen (Batrachoseps), bald fächerförmig von einer Seite des Sammelganges ausstrahlen (Menobranchus). Durch Verzweigung des Sammelganges im Hoden entsteht eine neue Form (Salamandra, Triton, Siredon), und die aus den Follikeln hervorgegangenen Schläuche sitzen den Ästen jenes Ganges an, wie in den niederen Formen diesem selbst. Die aus der Verzweigung des Sammelganges entstandene Complication wird durch Anastomosen jener Verästelung erhöht bei den *Anuren*, wo ein Netz von Canälen gebildet ist, welche mit den häufig noch kugeligen oder auch schlauchförmigen Follikeln zusammenhängen. Während die

letztere Form überwiegt, kann der Hoden aus radiär angeordneten Schläuchen bestehen, die sich sogar terminal verzweigen (Rana).

Die *Ausleitewege des Hodens* beginnen am Sammelgange und dessen Derivaten. Es sind in der Regel quere Canälchen, welche in Minderzahl zu einem Längscanale ziehen, mit welchem sie sich vereinen. Aus dem Längscanal setzen sich gleichfalls quere Canälchen, aber meist in größerer Zahl, zur Niere fort oder sind vielmehr als von da ausgegangen zu betrachten.

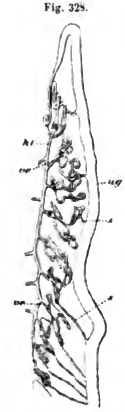
Fig. 327.



Vorderer Abschnitt des Urogenitalsystems v. Spelerpes variegatus. *mg* Müller'scher Gang. *ug* Urnierengang. *t* Hoden. *ve* Ausführgänge des Hodens. *mk* Malpighi'sche Körper. *i* Nephrostomen. (Nach Spengel.)

Bei den *Gymnophionen* ist an den zur Niere gelangenden Vasa efferentia ein metameres Verhalten ausgeprägt, indem jeder Abschnitt der vorderen Partie der Niere oder der Geschlechtsniere ein solches Canälchen empfängt, welches sich mit einem primären Malpighi'schen Körperchen verbindet. Es sind also nicht alle Harncanälchen an der Samenleitung betheiligt, und in jedem Segmente der Sexualniere erhält sich ein Theil der Canälchen ausschließlich der Harnsecretion. Den meisten *Urodelen* kommen ähnliche Verhältnisse zu, aber die Zahl der betheiligten Nierenabschnitte ist variabel, und bei manchen besteht kein dem Hoden folgender Längscanal (Spelerpes, Plecthodon, Batrachoseps), so dass die queren Vasa efferentia direct zur Niere ziehen (Fig. 328). Die Malpighi'schen Körperchen erhalten sich in der Geschlechtsniere der Urodelen allgemein; nur wo diese selbst reducirt ist, fehlen sie (Desmognathus), aber in der Art der Verbindung mit den Vasa efferentia bestehen Verschiedenheiten, indem jene bald gegenüber dem Abgange eines Harncanälchens (Salamandra, Triton), bald am Übergange desselben in ein Malpighi'sches Körperchen angefügt sind. In allen Fällen dienen Harncanälchen zur Ausfuhr des Sperma.

Fig. 328.



Vord. Abschnitt der Niere von Triton taeniatus. *ug* Urnierengang. *s* Sammelröhren. *ve* Vas efferens. *hl* Anfang des Sammelganges. (Nach Spengel.)

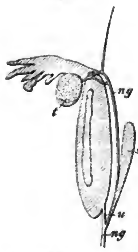
Dieser Weg besteht auch noch bei *Anuren*. Die aus dem Hoden kommenden Canälchen gelangen, meist ein Netz bildend, gleichfalls in einen Längscanal, welcher in der Regel sich dem lateralen Rande der Niere anschließt. Von da treten Vasa

efferentia direct in die Niere und stehen entweder mit MALPIGHI'schen Körperchen in Zusammenhang (Bufo), oder sie verlaufen durch die Niere, indem sie in Harncanälchen sich fortsetzen, welche jene Körperchen verloren (Rana). In diesem Falle kommt es zu einer *Trennung von Samen- und Harnwegen* wenigstens innerhalb der Niere, und es bahnt sich eine Sonderung an, welche bei anderen Gattungen durch directe Verbindung der Vasa efferentia mit dem Anfange des Urnierenganges erreicht wird (Bombinator, Alytes).

Der *Urnierengang*, auch *Leydig'scher Gang* benannt, wird durch die Verbindung der Ausführwege des Hodens mit der Niere zum *Harn-Samenleiter*, aber er fungirt in dieser doppelten Beziehung in verschiedenem Maße. Während die Coecilien und die Anuren den gesammten Urnierengang in gemischter Function zeigen, wird in dem Maße als bei den männlichen Urodelen der hintere Abschnitt der Niere seine Sammelröhren erst in das Ende des Urnierenganges sich einfügen lässt, die Function als Samenleiter vorherrschend, wozu noch kommt, dass im Sexualtheil der Urniere keine exclusiv der Harnsecretion dienenden Canälchen bestehen. *Dadurch tritt dieser Nierentheil in engere Functionsbeziehungen zum Geschlechtsapparat* und bereitet eine in den höheren Abtheilungen zum vollständigen Ausdruck gelangende Einrichtung vor, welche den Hoden einem Abschnitt der Niere zutheilt. Er bildet den **Geschlechtsabschnitt der Niere**, wie er in Fig. 329 dargestellt ist.

Am männlichen Apparate erhält sich auch der *Müller'sche Gang* in verschiedenen Umbildungszuständen mit einem bald offenen, bald geschlossenen Ostium abdominale, wie bei den Weibchen der Oviduct weit vorn beginnend. Als ein feiner, vorn rudimentär werdender Canal besteht er bei Gymnophionen, ähnlich auch bei Urodelen, wo er in der Nähe der Cloake geschlossen endet. Bei manchen ist er nur durch einen Zellstrang dargestellt. Die größte Mannigfaltigkeit bietet er bei den *Anuren*, deren einige ihn nur bis znm Vorderende der Urniere verfolgen lassen (Fig. 329 *ng*) (Discoglossus, Cystignathus, Alytes), so dass eine *nicht vollständige Abspaltung vom Urnierengange* vermuthet werden darf. Andere lassen ihn bis znr Mündnng in die Cloake wahrnehmen, wo er sogar, ähnlich wie sein Homologon beim Weibchen, mit dem anderseitigen in einen gemeinsamen Abschnitt verschmilzt (Bufo). Die ansehnlichste Entfaltung zeigt er bei Ceratophrys (LEYDIG).

Fig. 329.



Urogenitalsystem von **Alytes obstetricans**. *ng* MÜLLER'scher Gang. *u* LEYDIG'scher Gang. *sb* Samenblase. *t* Hoden. Fettkörper nicht bezeichnet. (Nach SPENGEL.)

Seine ursprüngliche Beziehung zur Vorniere wird durch Reste desselben ausgedrückt, welche sich bald als Convolut von Canälchen mit einigen Nephrostomen (Cöcilien), bald als MALPIGHI'sches Körperchen (*Urodelen*), dem freien Anfangstheile des MÜLLER'schen Ganges angefügt forterhalten haben.

Im *Baue des Hodens* zeigen die *Anuren* die größere Mannigfaltigkeit, die zum Theil mit der verschiedenen Art der Ausbildung der Abführwege zusammenhängt.

Discoglossus bietet lange Canäle, die zum Vorderende des Hodens in wenige sich vereinigen und von einem Vas efferens aufgenommen werden. Bei Bombinator gehen die meisten der aus dem Längscanale in die Niere tretenden Quercanäle in blinde Enden über, dagegen setzt sich der Längscanal am vorderen Nierenende in einige direct zum Urnierengang führende Canälchen fort. Es sind also hier einige Harncanälchen ganz in den Dienst des Hodens getreten. Noch mehr ist dieses Verhalten bei Alytes ausgebildet, wo jene Vasa efferentia sogar von der Niere sich abgelöst haben. Der sie aufnehmende Canal ist aber auch hier der Urnierengang, an welchem ein schlauchförmiger Anhang als *Samenblase* fungirt. In dieser Function steht auch bei manchen Anuren eine erweiterte Strecke des Harnsamenleiters, der bei Discoglossus diese Modification auf einem längeren Abschnitte besitzt.

Offen bleibt die Mündung des *Müller'schen Ganges* bei Menobranchus. Die nicht vollzogene Abspaltung vom Urnierengange in den oben erwähnten Anurengattungen, also das Fortbestehen des primitiven Urnierenganges, betrachten wir als das Stehenbleiben auf einem niederen Zustande, wie er ja der Abspaltung vorausgegangen sein muss. Die Deutung des bei *Alytes* die Vasa efferentia testis aufnehmenden Canales als primitiven Urnierenganges und nicht als MÜLLER'schen Ganges (SPENGEL) halten wir desshalb für begründet, weil der MÜLLER'sche Gang niemals Verbindungen mit dem Hoden besitzt, während der für den Urnierengang gehaltene Canal zweifellos eine secundäre, aus den Sammelröhren der Niere hervorgegangene Bildung ist, dieselbe, die z. B. auch bei Discoglossus besteht, wo das Vorhandensein des als Harnsamenleiter fungirenden und erweiterten Urnierenganges neben jenem Canale unbestritten ist.

Wie dem Ovarium bei *Bufo* ein eigenthümlicher Abschnitt mit indifferenten Keimzellen gefüllt ansitzt, so trägt auch der Hoden dieser Gattung ein ähnliches, meist durch gelbliche Färbung ausgezeichnetes Gebilde, welches als *Bidder'sches Organ* bekannt geworden ist. Es ward auf Zwitterbildung bezogen und als rudimentäres Ovar gedeutet. Von ziemlichem Volum schließt es sich eng dem vorderen Ende des Hodens an, den es an Umfang übertrifft, und bietet oberflächlich einen gelappten Zustand erzeugende Einschnitte. Das Organ erhält seine Anlage mit jener des Hodens, wie es denn auch in denselben sich theilweise einsenken kann und abgesprengte Portionen zwischen den benachbarten Hodenschläuchen wahrnehmen lässt (KNAPPE). Die als Eier sich darstellenden Elemente, welche das Organ zusammensetzen, sind bei aller zugegebenen Übereinstimmung mit Jugendzuständen von solchen als sehr vergrößerte, indifferente Keimzellen gedeutet worden, die nicht zum Aufbau des Hodens verwendet sind. Diese Zugehörigkeit zum Hoden ist auch mit daraus geschlossen worden, dass manche jener Elemente Samenfäden produciren.

Aus dieser Thatsache geht aber nur die Einheitlichkeit der Keimdrüse als solcher hervor, wie sie auch bei den zweifellos hermaphroditischen Myxinen besteht. Wichtiger erscheint der Umstand, dass auch am Ovarium von Bufo am vorderen Teile ein allerdings bei älteren Thieren sich rückbildender Abschnitt vorhanden ist, welcher Eianlagen führt (SPENGEL). Eine Erklärung für das Auftreten dieser in beiderlei Geschlechtern bestehenden Gebilde ist noch nicht gefunden. Bis dahin wird auch die Frage nach dem ovarialen Werthe des BIDDER'schen Organs mit einer einfachen Zurückweisung der hermaphroditischen Natur der männlichen Organe von Bufo zu erledigen sein.

Über das BIDDER'sche Organ s. KNAPPE, Morph. Jahrb. Bd. XI.

Eigenthümlich sind auch die dem Geschlechtsapparate nachbarlich vereinigten *Fettkörper*, welche allen Amphibien in beiden Geschlechtern zukommen und in meist lebhaft gelber oder orangener Färbung aus in peritoneale Fortsätze eingelagerten, große Fettkörnchen führenden Zellen mit indifferenteren Elementen bestehen. Bei den Gymnophionen finden sie sich stark in die Länge gestreckt und aus einzelnen Abschnitten

bestehend. Als Längsband erscheinen die Fettkörper der Urodelen, während sie bei den Anuren, vorn an die Keimdrüse angeschlossen, in freie fingerförmige Lappen auslaufen. Während sie im Herbste ihre größte Ausbildung zeigen, sind sie im Frühjahr reducirt und geben sich dadurch als Ablagestätten von Material zu erkennen, welches bei der periodischen Ausbildung des Geschlechtsapparates verbraucht wird (RATHKE).

H. RATHKE, De Salam. corporibus adiposis, ovarii et oviduct. Diss. Berol. 1818.

Über den Geschlechtsapparat der Amphibien vergl. BIDDER, Vergl. anat. und histolog. Untersuch. über die männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge. Dorpat 1846. v. WITTICH, Zeitschr. f. w. Zool. IV. S. 125. LEYDIG, Anatom. histolog. Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin 1853. S. 67 und Lehrb. der Histolog. (op. cit.). J. W. SPENGEL, Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Theil. Arbeiten des zoolog.-zoot. Instituts zu Würzburg. Bd. III.

Vollzogene Scheidung des Genitalsystems von der Niere.

Sauropsiden.

§ 377.

In dem Geschlechtsapparate der Sauropsiden treffen wir zwar viele Anknüpfungen an die Amphibien, allein es ergeben sich Sonderungen vollzogen, welche dort erst in Vorbereitung standen. *Reptilien* und *Vögel* stimmen darin in der Hauptsache überein, wenn auch in untergeordneten Dingen manche Verschiedenheiten bestehen. Auf die Ontogenese ist vieles bei Amphibien Dauernde verlegt. Die *Keimdrüsen* gewinnen auch hier Beziehungen zu der Urniere, indem dieselbe in beiden Geschlechtern von den MALPIGHI'schen Körperchen aus Stränge erhält, welche im männlichen Geschlecht zu Ausführgängen werden und dadurch die Urniere mit ihrem Gange in den Dienst des Geschlechtsapparates ziehen. Auch der MÜLLER'sche Gang kommt beiden Geschlechtern in der Anlage zu und erhält beim weiblichen die Bedeutung eines Eileiters, aber er hat die freie Entstehung als Abspaltung vom Urnierengang aufgegeben, und der phylogenetische Vorgang ist zu einem cänogenetischen geworden, indem die Anlage direct aus dem Cölomepithel erfolgt.

Den *Reptilien* kommen paarige Ovarien zu, welche ihre Lage weiter nach hinten in der Bauchhöhle, aber immer noch vor den Nieren, dem Becken genähert, erhalten und meist von gleicher Ausbildung sind. In Anpassung an die Körperform macht sich bei den Schlangen eine Verschiebung geltend, indem der rechte, meist auch größere Eierstock weiter nach vorn gelagert ist. Auch manche Eidechsen zeigen ähnliche Befunde. Mit der Ausbildung der Eier gewinnen die Ovarien eine voluminösere Beschaffenheit, und bei dem Übergang zur Reife treten die Eifollikel vor und verleihen dem Ovar ein traubiges Aussehen.

Bei den *Vögeln* gelangt nur das linke Ovar zu seiner völligen Ausbildung, d. h. nur in ihm kommen Eier zur Reife, und das rechte erhält sich nur bei einzelnen (manchen Accipitres, Schwimmvögeln und einzelnen Gattungen verschiedener Abtheilungen) fort, indess es bei den übrigen verkümmert. Dies steht in Zusammenhang mit der Ausbildung nur eines (des linken) Oviductes und mit dem bedeutenderen Volum der Eier, wodurch jeweils nur einem einzigen ein längerer

Aufenthalt in der engen Beckenhöhle gestattet ist. *Es ist also hier die Rückbildung einer Hälfte des gesammten weiblichen Geschlechtsapparates von der Ausbildung des Eivolums abhängig* und dadurch an einen höheren Zustand geknüpft, dass das mit reichlichem Eiweiß und Dotter ausgestattete Ei das sich in ihm entwickelnde Junge zu einer bedeutenderen Ausbildung gelangen lässt. Der wie bei den Reptilien traubig erscheinende Eierstock zeigt die einzelnen Follikel in verschiedenen Stadien ihrer Ausbildnng (Fig. 330). Die gegen die Ovaranlage von der Urniere her sich fortsetzenden Stränge, welche beim weiblichen Geschlecht keine Bedeutung gewinnen, erhalten sich rudimentär als verschieden geformte Zellen offen im Mesoarium bei Eidechsen, aber auch bei manchen anderen Sauropsiden.

Fig. 330.



Eierstock eines **Haushuhns** mit Andeutung der an den Follikeln sich verbreitenden Blutgefäße. *a* reifer Eifollikel, an welchem bei *b*, *b* die Trennung der Theca sich vorbereitet. *c* jüngere Follikel. *d* ein entleerter Follikel (Colyx). (1/2.) (Nach R. WAGNER.)

Im *Baue der Ovarien* der Reptilien ergeben sich manche Eigenthümlichkeiten. *Schlangen* und *Eidechsen* bieten eine bedeutende Ausbildung von Lymphräumen im Eierstock dar, so dass derselbe in Bezug auf diese Hohlräume als schlauchförmig bezeichnet werden konnte, wodurch an Verhältnisse, wie sie bei Amphibien vorkommen, erinnert wird. Das aus dem Keimepithel hervorgegangene Keimlager theilt sich bei *Eidechsen* (Lacerta) in zwei spindelförmige, auf beide Seiten des Ovars tretende Wülste (LEYDIG), während bei *Schlangen* es einheitlich bleibt, aber gleichfalls in langgestreckte Inseln aufgelöst zur Seite rückt. Die im Keimlager sich entwickelnden Eifollikel senken sich mit ihrer Volumzunahme gegen die Lymphräume ein und erscheinen da mehr oder minder deutlich in reihenweiser Anordnung.

Den Ovarien der Schildkröten und Crocodile fehlen diese Lymphräume gleichfalls nicht, allein sie sind von geringerer Ausdehnung, das Ovar erhält dadurch eine compactere Beschaffenheit. Auch das Mesoarium bildet eine stärkere Platte.

Der an dem MÜLLER'schen Gang entstandene Eileiter bildet bei allen *Reptilien* einen mit seinem Ostinm abdominale vor das Ovarium sich erstreckenden Canal, an welchem die Sonderung mehrerer, schon bei Amphibien angedenteter Abschnitte in ähnlicher Weise wie auch bei den *Vögeln* sich vollzieht, bei allen Sauropsiden von der Zahl der gleichzeitig zur Reife gelangenden Eier beherrscht. Die Sonderung dieser Abschnitte tritt am deutlichsten am functionirenden Organ auf und zeigt damit ebenso die Quelle ihrer Entstehung, wie sie sich eben dadurch auch als noch in statu nascendi bekundet. Das gilt am meisten für die Reptilien, indess bei den Vögeln die Sonderung mehr als etwas Ererbtes sich darstellt. Immer wird der Eileiter von einer Peritonealfalte umschlossen, die ihn an die dorsale Cölomwand befestigt. Das in der Regel schlitzförmig gestaltete, lateral gerichtete *Ostium abdominale* führt in einen trichterförmig sich verengernden Abschnitt, der bei den *Reptilien* sehr bald in zahlreiche Falten sich legt, wobei die

am Ostium sehr dünnen Wandungen an Stärke zunehmen. Die bedeutendste Verstärkung tritt am letzten Abschnitt auf, welcher mit einem Vorsprung in die Cloake ausmündet. Die verschiedene Function der einzelnen Strecken geht Hand in Hand mit Sonderungen, welche vorzüglich die Schleimhaut betreffen, aber auch an der Muskelwand bemerkbar sind. Während der auf das Ostium folgende Theil des Oviducts nur einfache Längsfalten trägt, welche sogar bis zur Trichtermündung sich fortsetzen können, sind die Falten an der folgenden Strecke bedeutender, und hier besteht auch eine reichere Ausbildung von Drüsen. Auf diesem Abschnitt werden die Eier von einer Schale umschlossen, und jedes kommt unter Verstreichen der Schleimhautfalten in eine besondere Kammer zu liegen, die mit der angrenzenden nur durch eine enge Öffnung communicirt. Die Zahl der Kammern schwankt nach der Eierzahl. Diese bei Eidechsen und Schlangen von den Eiern ausgehenden Verhältnisse verschwinden mit dem Acte des Eierlegens, sind in der Regel also nur temporäre Anpassungen. Doch kann sich bei manchen Lacertiliern (Phyllodactylus, Platydactylus) die *Kammerbildung* zu einer dauernden gestalten, wobei sie jeweils nur einem Eie dient (Braun). Man pflegt diese Eileiterstrecke als *Uterus* zu bezeichnen im Gegensatz zu dem vorhergehenden exclusiven Oviduct und zum letzten kürzeren Abschnitt, welcher die *Scheide* vorstellt und zur Cloake tritt.

Bei manchen Lacertiliern (Iguana u. A.) geschieht die Ausmündung in einen von der Cloake ausgebuchteten Raum, der auch bei manchen Schlangen sogar ziemlich weit nach vorn zu fortgesetzt angetroffen wird (Stannius). Dagegen ist bei Schildkröten die Mündung des Oviductes an den Hals des Harnsackes getreten und zeigt dadurch die erste Spur einer Einbeziehung dieses Theiles in die Ausführwege der Geschlechtsorgane.

Wie die Ovarien bei *Eidechsen* nicht immer in symmetrischer Lage sich befinden, so ist auch die Länge derselben verschieden jener Lage der Ovarien angepasst. Bei den *Schlangen* kommt diese Differenz noch bedeutender zum Ausdruck, indem sie die Regel abgiebt.

Wie sich in der Nähe des Eierstocks Reste der Urniere erhalten, so sind auch solche des Urnierenganges, wenigstens bei Eidechsen, im ausgewachsenen Zustande erkannt (Phyllodactylus, Braun), sehr bedeutend bei Uromastix acanthinurus und Chamaeleo vulgaris (Schoof). Der Urnierengang erscheint als ein feiner Canal, welcher längs der Befestigung des Mesoariums seinen Weg nimmt. Bei anderen scheint er zwar gleichfalls noch nach dem Untergange der Urniere eine Zeit lang zu bestehen, aber später ganz zu verschwinden (Lacerta), oder er bleibt nur im distalen Theile bestehen (Platydactylus fontanus, Braun) oder in einem bis zur Niere reichenden Abschnitte (Gongylus ocellatus, Schoof).

Über diese rudimentären Organe s. außer Leydig u. Braun: Schoof, Zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Saurier. Archiv f. Naturgeschichte. 54. Jahrgang 1888. Bd. I. S. 62.

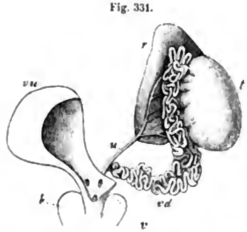
Der oben für die *Vögel* dargestellte Rückbildungsvorgang der einen Hälfte des weiblichen Apparates verleiht der anderen um so größere Bedeutung, welche zunächst in der voluminöseren Gestaltung der Theile zum Ausdruck kommt. Aber

es sind denen der anderen Sauropsiden ähnliche Abschnitte, in welche die functionelle Sonderung den linken Eileiter der Vögel zerlegt hat, während der rechte rudimentär geworden, entweder nur in Resten in der Nähe der Cloake besteht oder gänzlich geschwunden ist. Die dünnwandige Trichtermündung erscheint als schräger Längsschlitz dem Ovarium zugekehrt. Sie geht in einen engeren Abschnitt mit meist nur wenigen Windungen über, welcher durch seinen Drüsenapparat dem Ei die Eiweißhülle liefert und zu dem durch bedeutende Muskulatur und stärkere, in blätterige Bildungen auslaufende Schleimhautfalten ausgezeichneten *Uterus* führt. Hier erfolgt die Bildung der *Kalkschale* des Eies als Product des Drüsensecretes dieses Abschnittes. Eine letzte, verschieden lange, aber immer engere Strecke besteht auch bei den Vögeln als *Scheide* und mündet etwas lateral vom linken Ureter aus. Diese Sonderungen dürfen nicht ohne Weiteres auf die höheren Zustände bezogen werden, wenn sich auch Ähnlichkeiten in ihnen aussprechen, welche als Vorbereitungen gelten könnten.

Die Erhaltung des rechten Oviductes der *Vögel* in rudimentärem Zustande behandelt Barkow (Arch. f. Anat. u. Phys. 1829 u. 1830) bei Falco, Strix, Columba, Anas. Beim Haushuhn war es schon von v. Boas beobachtet (Entwicklung der Thiere Bd. II. S. 151), welcher eine Hydatide als Rest beschreibt. Bei einer Anzahl anderer Vögel fand Stannius das Rudiment (Vergl. Anat.). — Die allgemeine Verbreitung der linksseitigen Ausbildung und rechtsseitigen Reduction der weiblichen Geschlechtsorgane auch bei den Ratiten bildet eines der vielen Zeugnisse für die monophyletische Descendenz der Vögel.

Für die männlichen Geschlechtsorgane der Sauropsiden besteht ein analoger Fortschritt der Ausbildung, wie er für die weiblichen Theile sich fand. Er betrifft wesentlich die *Ausführwege der Keimdrüse* und knüpft an die bei Amphibien getroffenen Zustände an. Die beiden Hoden stehen in ähnlicher Art, wie es bei Amphibien der Fall war, mit der Urniere in Verbindung. Nicht alle jene Stränge treten jedoch in Dienst, denn die hinteren erfahren wieder eine Rückbildung, indess einige vordere zu *Vasa efferentia* werden. Wie schon bei der Urniere bemerkt ist, bietet diese an ihrem vorderen Abschnitt, wie während der Zeit ihrer vollen Function, jene Verbindung mit dem Hoden (Lacerta), und nach dem Verluste ihrer secretorischen Thätigkeit tritt sie zum größten Theil die Rückbildung an. Dann bleiben nur jene Canälchen als *Vasa efferentia* erhalten, welche mit den Hoden in Zusammenhang traten, und ebenso erhält sich der Urnierengang. Er wird zum Samenleiter, Vas deferens (Fig. 331 *vd*). Sein die Vasa efferentia aufnehmender Anfangstheil schließt sich

Fig. 331.



Harn- und Geschlechtsorgan von Emys europaea. *t* Hoden. *vd* Vas deferens. *v* Ausmündung. *r* Niere. *u* Ureter. *vu* Harnblase, deren größere Hälfte entfernt ist. *b* gemeinsame Endstrecke. (Nach Bojanus.)

nachbarlich dem Hoden an und bildet mit jenem den Nebenhoden (Epididymis), aus welchem das freie Vas deferens in Windungen zur Ausmündung in die Cloake sich fortsetzt.

Der Hoden (*t*) der Sauropsiden bietet bei seiner Anlage indifferente Zustände verschiedener Art und zeigt sich schließlich aus Canälchen zusammengesetzt. Er bildet einen länglichen, abgeplatteten, nach vorn zugespitzten Körper bei den meisten Schlangen, manchen Schildkröten (Fig. 331) und Eidechsen, während er bei Crocodilen eine mehr ovale Gestalt besitzt, die ihm auch bei manchen Cheloniern und Lacertiliern zukommt. Er liegt nicht weit vom Becken, vor oder über den Nieren, der der Schlangen in Asymmetrie, die auch bei manchen Lacertiliern wahrnehmbar ist. Der den Hoden meist etwas überragende *Nebenhoden* besitzt einen ihn mehr oder minder überkleidenden Bauchfellüberzug, welcher sich auch auf das Vas deferens erstreckt, und besteht größtentheils aus zahlreichen Windungen des Vas deferens. Dieses ist hier bei Schildkröten schon von ziemlich starkem Caliber, so dass einzelne Windungen die vom Peritoneum überkleidete Oberfläche des gesammten Organs höckerig erscheinen lassen können, während bei Lacertiliern und Ophidiern jener Theil des Nebenhodens einen feineren Canal bildet. Das Vas deferens setzt seinen Verlauf nach abwärts meist in engem Anschluss an die Niere, den Ureter begleitend, fort und besitzt bei Eidechsen und Schlangen so zahlreiche Windungen, dass es wie eine Verlängerung des Nebenhodens sich ausnimmt. Erst in der Nähe der Cloake wird der Verlauf einfacher, und jeder Samenleiter mündet bei den Lacertiliern mit dem Harnleiter vereinigt auf einer Papille oder einem Längswulst nach hinten, bei Schlangen mehr seitlich aus, indess bei Schildkröten eine Trennung des Harn- und Samenleiters sich bis zur Mündung beider vollzogen hat.

Mit dem männlichen Apparate der Reptilien stehen auch *Reste der Urniere* und auch des *Müller'schen Ganges* in Verbindung. Zwischen Hoden und Nebenhoden sind erstere als gelblich gefärbte Körper (bei Lacerta und Anguis, auch bei manchen anderen Sauriern) bemerkbar, indess ein feiner, über den Nebenhoden hinaus sich forsetzender Canal, der mannigfache Zustände bieten kann, als Rudiment eines MÜLLER'schen Ganges erscheint (LEYDIG). Ein Rest des MÜLLER'schen Ganges ist bei Crocodilen beschrieben (GADOW). Auch bei Schildkröten (Emys) sind solche Rudimente der Urniere nachgewiesen (VAN WIJHE).

Die bei Reptilien betrachteten Einrichtungen sind bei den Vögeln nur geringen Modificationen unterworfen, lassen im Allgemeinen jedoch mehr als dort die *Periodicität* in der Ausbildung erkennen. Die Hoden, durch die Eigenthümlichkeit des Vogelbeckens anscheinend weiter nach vorn als bei Reptilien gelagert, nehmen ihren Platz vor den Nieren ein, so dass das *Vas deferens* über letzteren herabtritt, den Ureter begleitend. Es kommt aus einem nur sehr schwach entwickelten *Nebenhoden* und verläuft gerade oder in verschieden zahlreichen, meist sehr regelmäßigen Windungen zur Cloake. Bevor es in diesen in der Regel auf einer zur Seite der Uretermündung liegenden Papille ausmündet, bildet es bei vielen eine ampullenförmige Erweiterung, welche als Samenblase fungirt. In

den gesammten Ausführwegen contrastiren zierlichere Formverhältnisse gegen die plumperen der Reptilien.

Bei den Reptilien scheint das ganze Vas deferens zugleich als Samenblase zu fungiren, besonders gegen das Ende zu. Seiner auch bei Vögeln nicht unbedeutenden Muskelwand kommt wohl bei der Begattung eine wichtige Bedeutung zu.

Bezüglich der Geschlechtsorgane der Reptilien: Außer BOJANUS, SCHLEGEL, DUVERNOY, vorzüglich LEYDIG (Saurier) und BRAUN, Urogenitalsystem, l. c. Für die Vögel: SPANGENBERG, Disquisitiones circa part. genital. Avium. Diss. Göttingen 1813. TANNENBERG, Abhandl. über die männl. Zeugungstheile der Vögel. Göttingen 1840. BERTHOLD (Samenbläschen), Beiträge zur Anatomie, Zoologie und Physiologie. Göttingen 1831. S. 226. Über die rudimentären Gebilde s. SCHOOF, Zur Kenntnis des Urogenitalsystems der Saurier. l. c.

Neue Einrichtungen bei Säugethieren.

Die Anfänge bei Monotremen.

§ 378.

Die bei den Reptilien erworbenen Zustände des Geschlechtsapparates sind auch für die *Säugethiere* maßgebend, insofern sie den Ausgangspunkt für nicht wenige wichtige Neugestaltungen bilden. Daran nehmen jedoch beide Geschlechter nicht gleichen Antheil. Für die *Keimdrüsen* und ihre Sonderung nach deren Geschlecht bestehen die ererbten Zustände, wenn auch mit manchen Modificationen. Sie entstehen gleichfalls medial von der Urniere. Von dem die Drüse überkleidenden Keimepithel aus, durch Einsenkung der Keimelemente in das Bindegewebe der Keimfalte, geschieht die Ausbildung zum productiven Organ. Ausführwege liefert die Urniere wie in den unteren Abtheilungen, und der *Müller'sche Gang* hat, wie bei den Sauropsiden, seine ursprüngliche Abspaltung einer Sonderung dem die Urniere überkleidenden Cölomepithel übergeben, ward aber in sehr frühen Stadien noch mit dem Vornierengang in Zusammenhang getroffen (NAGEL). Aus diesem bald sich lösend, vollzieht er noch am Ende seines Weges den primitiven Vorgang und deutet damit auf den niederen Zustand, welcher auf der übrigen Strecke cänogenetisch verhüllt ist. Von der Urniere aus entstehen die Verbindungsstränge mit den Keimdrüsen und erhalten sich wie auch beim männlichen Geschlecht als Ausführwege, wie auch der Urnierengang hier die ererbte Function bewahrt.

Während in diesen Sonderungen die alten Zustände sich aussprechen, *kommt den Mündungen der Geschlechtsgänge ein neues Verhalten zu.* Sie zeigen nur vorübergehend die ursprüngliche Verbindung mit der Cloake. In der von da ausgehenden *Allantois* (s. oben) resp. in dem hier beginnenden, den *Urachus* vorstellenden Stiel ist die neue Mündestelle gegeben, zu welcher jene Gänge gelangen, ontogenetisch durch Wachsthumsdifferenzen in die Nachbarschaft, welche phylogenetisch wohl einzelnen Zuständen entsprechen, von denen nichts mehr erhalten ist. Wir wollen uns aber hier erinnern, dass bereits bei Schildkröten die Oviducte in den Hals der Harnblase mündeten. *Durch die erworbene Einmündung der Geschlechtswege in die letzte Strecke des Urachus wird dieser auch die Ureteren*

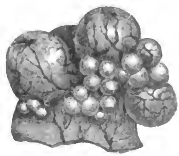
aufnehmende Abschnitt zu einem Sinus *oder* Canalis urogenitalis. Dieser öffnet sich, wie vorher der Harnsack für sich, in die Cloake, welche dann nur noch den Enddarm aufnimmt. Damit ist eine *Scheidung der Harn- und Geschlechtswege einerseits von der Mündung des Darmes angebahnt*, und wir können sagen, dass darin zugleich der Wendepunkt liegt für das Geschick der Cloake, welche bei den Säugethieren allmählich dem Verschwinden entgegengeht.

Nach der Rückbildung der Urniere wird deren Peritonealüberzug zu einem die Reste der letzteren umschließenden Bande, welches an seinem freien Theile den MÜLLER'schen Gang umfasst und auch die Keimdrüsen trägt, somit Alles, was auf und aus der Urniere entstand, zusammenhält.

Die ursprüngliche Lage behalten die *Ovarien* nur bei den Monotremen annähernd bei, obwohl sie schon hier durch die Entfaltung jenes Urnierenbandes freier geworden sind. Dies leitet zu einer in den höheren Abtheilungen in verschiedener Weise sich vollziehenden ferneren Änderung der Lage, welche größtentheils von den aus dem MÜLLER'schen Gange hervorgegangenen neuen Abschnitten beherrscht wird.

Abgesehen von der durch die Ausbildung der Eifollikel entstehenden Gestaltsveränderung ist die Form der Ovarien ziemlich mannigfaltig, bald mehr in die Länge gestreckt, bald mehr oval oder rundlich, an der Verbindungsstelle mit dem Peritoneum (dem Mesoarium) meist etwas verschmälert. Durch die *Größenzunahme der Eifollikel* wird die anfängliche ebene Oberfläche des Ovars mit Vorsprüngen besetzt, die in manchen Fällen, wie bei Monotremen und auch bei Beutelthieren, gestielt erscheinen und dadurch dem Ovar in seiner Gesammtheit eine traubige Beschaffenheit verleihen. Auch bei den Monodelphen bieten sich wenigstens durch Hervortreten der Eifollikel in größerer Anzahl mannigfaltige, jenen anderen ähnliche Befunde. So sehen wir sie z. B. beim Schwein (Fig. 332), wobei man sich hüten muss, das Verhalten der Eifollikel auf jenes der Vögel zu beziehen. Die Symmetrie der beiderseitigen Organe bleibt in der Regel gewahrt. Nur die *Monotremen* bieten insofern eine Ausnahme, als bei Ornithorhynchus das rechte unansehnlicher ist als das linke, wodurch an die Vögel erinnert wird (OWEN). Bei Echidna dagegen besteht kein ersichtlicher Unterschied.

Fig. 332.



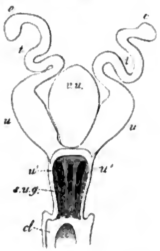
Theil des Ovars vom Schwein. (Nach POUCHET.)

Die Ähnlichkeit, welche der Eierstock mancher Säugethiere durch eine mit der Reife zahlreicher Follikel erlangte traubige Beschaffenheit mit jenem der Sauropsiden, besonders der Vögel, besitzt, wird durch die *Verschiedenheit der Follikelstructur* größtentheils compensirt. Nur bei den *Monotremen* bleibt der niedere Zustand des Follikels erhalten, indem der letztere fast vollkommen von der reiches Dottermaterial ausbildenden Eizelle ausgefüllt wird. Die letztere erlangt daher eine bedeutende Größe. Das Follikelepithel ist in der Regel nur durch eine einzige Zelllage vorgestellt, seltener sind zwei oder drei Schichten vorhanden, wie sie übrigens auch bei Vögeln vorkommen können, ohne dass dadurch das Vorherrschen der Eizelle im

Follikel beeinträchtigt wird S. GAULTON, Quarterly Journal of micr. Sc. 1834. BEDDARD. Proceed. of the Royal Physical Soc. Edinb. Vol. VIII.) Schon bei den Beutelthieren ist das Eimaterial vermindert, und auch bei den Placentaliern erhält sich die Eizelle in geringerem Umfange, da bei diesen andere Einrichtungen die Ernährung des sich entwickelnden Embryo übernommen haben. Der Eifollikel verliert dadurch wenig oder nichts von seinem Umfange, denn mit dem Zurückbleiben des Wachsthums der Eizelle findet eine bedeutende Vermehrung des Follikelepithels statt, und in diesen Zellmassen entsteht ein mit Fluidum sich füllender Raum, welcher bei der ferneren Follikelzunahme sich vergrößert. Die Eizelle wird dadurch in die peripherische Zellmasse des Follikelepithels gedrängt, welche als *Membrana granulosa* den Follikel auskleidet und sich reichlicher als *Cumulus proligerus* in der Umgebung der Eizelle darstellt.

Die Scheidung des MÜLLER'schen Ganges oder des *primitiven Oviductes* in verschiedenwerthige Abschnitte, wie wir sie schon bei Sauropsiden sehen, wird bei den Säugethieren zu einer die Fortpflanzung in hohem Grade beherrschenden Einrichtung. Aus ihr entspringt successive eine ganze Reihe mit dem längeren Verweilen des Eies auf jenem Wege verknüpfter Vortheile für die Entwicklung des neuen Organismus. Der primitivste Zustand der weiblichen Ausführwege, wie er bei den *Monotremen* besteht, schließt sich eng an die Sauropsiden an. Der MÜLLER'sche Gang ist in den mit weitem Ostium abdominale beginnenden Oviduct (Tuba Fallopii) und einen daran angeschlossenen Uterus gesondert, der mit einer engeren Strecke der Scheide in den Urogenitalsinus einmündet. Die bei Ornithorhynchus wie bei Echidna schlitzförmige und glattwandige *Tubenmündung* ist dem Ovarium zugekehrt und führt in ein sackförmiges Anfangsstück des *Oviductes* (*t*). Weiteres besagt auch der folgende Abschnitt, der durch sehr dünne Wandungen sich auszeichnet und mit einigen Windungen in der auch das Ovarium tragenden Peritonealfalte liegt. Daran reiht sich ein viel stärker gewundener, mit reicher Muskulatur ausgestatteter Abschnitt, welcher sich in den *Uterus* ganz allmählich erweitert (*u'*). Beide sind noch nicht schärfer von einander abgegrenzt, und außer der bedeutenderen Weite drückt nur die Stärke der Wandung die Sonderung dieses Abschnittes aus, in welchem auch die drüsenreiche Schleimhaut wichtigere und unregelmäßigere Falten als im Oviduct bildet. Auch die Muskulatur hat an der Dicke der Wand keinen geringen Antheil. Während der Eileiter mehr zur Überführung des Eies in den Uterus dient, *liefert der letztere, wie bei den Sauropsiden, eine Schale zur Umschließung des Eies*, aus welchem in längerem Aufenthalt der Embryo sich entwickelt. Dadurch wird dieser Abschnitt zum wahren *Fruchthälter*, wenn auch das den Uterus verlassende, beschalte Ei ein noch nicht vollständig ausgebildetes Junges umschließt. Diesem wird vom mütterlichen

Fgi. 333.



Weibliche Geschlechtsorgane von Ornithorhynchus. *o* Ovarien. *t* Eileiter. *u* Uterus. *u'* Mündung in den *sug* Sinus urogenitalis mit der Mündung in die *eu* Harnblase. *cl* Cloake.

Organismus *außerhalb des Geschlechtsapparates* eine Stätte zur ersten Ernährung und weiteren Ausgestaltung geboten. Dadurch unterscheidet sich die mit den Monotremen beginnende eigenthümliche *Brutpflege der Säugethiere* von jener der übrigen Vertebraten, dass es der mütterliche Leib ist, durch welchen die Ausbildung des Körpers des Jungen besorgt wird, und wenn mehr und mehr vom Uterus selbst diese Leistung übernommen wird, so kommt darin nur das hier Begonnene zu gesteigertem Ausdruck.

Hinsichtlich des eine *Scheide* (Vagina) darstellenden kurzen Abschnittes ist nur dessen Mündung auf einer Papille zu erwähnen, wie denn dieser Theil mehr eine Fortsetzung des Uterus darstellt.

Über die Geschlechtsorgane der Monotremen s. vorzüglich OWEN, On the mammary glands of the Ornithorhynchus. Philos. Transact. 1832.

Es ist bemerkenswerth, dass der Eileiter zwei durch die Dicke ihrer Wand verschiedene Strecken unterscheiden lässt, davon nur die erste dem Oviducte der Reptilien entspricht, indess die zweite muskulöse sich im Baue mehr dem Uterus anschließt und mit dem letzteren zusammen dem als Uterus fungirenden Oviductabschnitte der Reptilien vergleichbar wird. Man kommt durch diese Verhältnisse zu der Vorstellung, als ob jener muskulöse Theil des Monotremen-Eileiters ursprünglich beim Bestehen einer zahlreichen Brut auch als Uterus fungirt und erst mit der Beschränkung des letzteren jene Verrichtung dem letzten, uns jetzt als Uterus geltenden Abschnitte überlassen habe. Auf diese Weise fände jenes Verhalten seine Erklärung. Dass die Beschränkung der Zahl der jeweils reifenden Eier keinen primitiven Zustand vorstellt, sondern aus einer Reduction hervorging, ist eine allgemein anerkannte Erscheinung.

Weiterbildung des weiblichen Apparates.

Vorwalten des Uterus und seine Veränderungen.

§ 379.

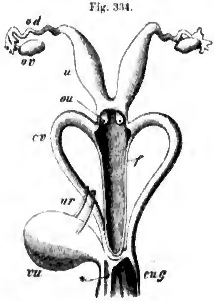
Ohne directe Vermittelung mit den Einrichtungen bei den Monotremen stellt sich der weibliche Geschlechtsapparat der übrigen Säugethiere vorzüglich dadurch auf einer weiteren Sonderungsstufe dar, dass hier ein *Vaginalabschnitt* in bedeutender Ausbildung schon in der niedersten Abtheilung auftritt. Dass in dieser Scheide eine Weiterbildung des bei Monotremen vorhandenen kurzen Canals besteht, ist bis jetzt nur wahrscheinlich, insofern keine Thatsache dagegen spricht.

So sehen wir denn bei den *Marsupialiern* jeden der beiden Uteri mit einer Scheide in Verbindung, die im einheitlichen Urogenitalsinus ausmündet, während diese selbst zu der bei der Mehrzahl der Beutelthiere noch bestehenden Cloake führt. Der MÜLLER'sche Gang ist also auch hier wie bei den Monotremen vom anderseitigen bis zu seinem Ende getrennt geblieben, und die Endstrecke hat eine ansehnliche Scheide hervorgehen lassen. Bezüglich der einzelnen aus jenem Gange differenzirten Abschnitte ergiebt sich der *Oviduct* zwar bedeutend enger als bei den Monotremen, aber doch auch im allmählichen Übergange in den Uterus. Er zeigt sich in der Regel in Windungen, welche durch eine Peritonealfalte zusammengehalten

werden. Diese umfasst auch das Ovar, welches dadurch in eine Art von Tasche zu liegen kommt und dem Uterus genähert ist. Dabei ist die trichterförmige Mündung dem Ovar benachbart, steht mit ihm sogar manchmal in directer Verbindung durch die den Trichter auskleidenden und in der Regel über den Rand derselben als *Fimbrien* sich fortsetzenden Schleimhautfalten.

Jeder Uterus setzt sich durch eine die feine Mündung tragende Papille deutlich von der ihm zugehörigen *Scheide* ab, je einem verhältnismäßig langen Canale mit oft sehr muskulösen, manchmal jedoch etwas schwächeren Wandungen als der Uterus, aber in mehr oder minder lateral ausgebogenem Verlaufe. Ihre Schleimhautauskleidung ist in Längsfalten gelegt. Entweder kommen die beiden *Scheidencanäle* an ihrem Beginn mit einander nur in Berührung und biegen dann henkelförmig lateralwärts, um auf verschiedene Art wieder gegen einander zu treten und in den Urogenitalsinus überzugehen (Didelphis), oder es tritt an der ersten Berührungsstelle eine äußerliche Verschmelzung ein, wobei jeder Scheidencanal fernerhin einen einfacheren Weg beschreibt. Beide Scheidencanäle bilden dann äußerlich einen geschlossenen Ring, dem oben die Uteri, unten der Urogenitalsinus sich anfügen. Aus dem Anfange der vereinigten Scheidencanäle entsteht nun eine neue Einrichtung, indem eine in den Ring sich erstreckende Ausbuchtung entsteht, der sogenannte *Scheidenblindsack*, welcher einem Theile der Beutelthiere zukommt. Diese äußerlich einheitlich erscheinende Tasche ist durch ein Septum in zwei Hälften getheilt (Fig. 334 *f*); in jede öffnet sich ein Uterus, jede setzt sich zu dem Bogenstück des betreffenden Canals fort (Phalangista, Phascolomys). Aber die bisher getrennten Wege erfahren eine Vereinigung durch den Untergang jener Scheidewand. Dadurch münden beide Uteri in einen einheitlichen Scheidenraum, aus welchem ebenso der nun einheitliche Blindsack sich fortsetzt, wie aus ihm jederseits ein gesonderter Scheidencanal nach wie vor hervorgeht (Macropus giganteus). Der mediane Blindsack besitzt eine verschiedene Ausdehnung. Er kann sich bis zur Wiedervereinigung der beiden Scheidencanäle in den Beginn des Urogenitalcanals erstrecken und hier mit einer Ausmündung in letzteren versehen sein (Macropus Benetti). Dann ist die Scheide durch drei von einander getrennte Canäle repräsentirt (Fig. 335), *zwei seitliche*, welche die ursprünglichen sind und einen *medianen*, der aus dem Scheidenblindsack hervorging. In dem medianen, welcher trichterförmig in den Urogenitalsinus vorspringt, erhält sich eine Längsfalte als Rest einer auch hier einmal vorhandenen Scheidewand.

Fig. 334.



Weibliche Geschlechtsorgane von Halmaturus. *ov* Ovarium. *od* Oviduct. *u* Uterus. *cv* Scheidencanäle. *cug* Sinus urogenitalis. *vu* Harnblase. *ur* Harnleiter. * Blasenmündung. *ou* Orificium uteri.

In diesen verschiedenen Zuständen des Geschlechtscanals der Beutelthiere

erblicken wir eine Reihe von Stadien der phyletischen Entwicklung, deren Ziel die Convergenz der Canäle ist. Es hebt der Vorgang mit einer Näherung der Canäle an, an der Stelle des Scheidengrundes, dann erreichen sie sich hier, behalten aber die getrennten Lumina, welche erst in einem dritten Stadium zusammenfließen, wobei vielleicht die bis jetzt noch wenig gekannte Function des Scheidenblindsackes eine Rolle spielt. Durch diese Zustände wird vorbereitet, was wir bei den Monodelphen nur auf dem Wege der Ontogenese sehen, die Entstehung einer einheitlichen Scheide. Eine solche kann bei den Beutelthieren nicht direct aus der fortgesetzten Concrescenz der *beiderseitigen Scheiden entstehen, da zwischen beiden hindurch die Niere ihren Weg nimmt, auf welchem sie später den Ureter hinterlässt.* Auf eine andere Art kommt es aber schon bei den Beutelthieren zu einem einheitlichen Canal, in der erlangten Communication des Scheidenblindsackes mit dem Urogenitalcanal, in welchem Verhalten eine nicht zu höheren Zuständen führende Einrichtung liegt. Das gilt auch von der medianen Fortsetzung des Scheidenblindsackes (Fig. 335 *f*), welche proximal gerichtet ist (*f*) und wenigstens in einzelnen Gattungen vorkommt. Dabei kann der Urogenitalcanal eine bedeutende Verkürzung erfahren (Fig. 335 *ug*). In wie fern die Besonderheit der Brutpflege der Monotremen für das Verhalten der Scheide eine Rolle spielt, ist noch festzustellen.

Fig. 335.



Weibliche Organe eines Beutelthieres (Macropus Benettii) Seitlich. *ur*, *ut* Ureter. *f*, *f'* Blindsack der Scheide. *cl* Cloake. *r* Rectum. *ug* Urogenitalcanal. Andere Bezeichnungen wie in voriger Figur.

Für die *physiologische Bedeutung* der bei den Beutelthieren so eigenthümlich gestalteten Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates sind nur wenige Thatsachen bekannt. Sie betreffen vorzüglich den *Uterus*, in welchem aus dem Ei der Embryo sammt seinen Hüllorganen sich entwickelt und eine bestimmte Reife gewinnt, die er aber erst nach der Geburt als »Beuteljunges« im Marsupium der Mutter vollendet. Im Uterus findet während der Gravidität keine engere Verbindung der Fruchthälter (Chorion) mit der Schleimhaut statt, wenn auch die Oberfläche des ersteren überall den Aus- und Einbuchtungen der Uterusschleimhaut folgt. Dagegen bietet sich an den Drüsen der Schleimhaut eine bedeutsame Ausbildung, die eine besondere Function dieser Theile nicht verkennen lässt. Sie sind aus einfachen Schläuchen in lange, knäuelartig gewundene, auch Äste tragende Gebilde übergegangen. Eine zellenfreie Flüssigkeit, welche das Chorion umspült, ist wohl als das Secret jener Drüsen anzusehen, vielleicht ist sie mit diffundirtem Serum gemischt. Dieses als »*Uterinmilch*« bezeichnete Fluidum liefert dem sich entwickelnden Embryo das erste von der Mutter dargebotene Nahrungsmaterial und zeigt den Uterus in neuen Beziehungen.

S. hierüber: SELENKA, Studien etc. Viertes Heft 1887.

Die Scheidencanäle spielen wohl bei dem Gebäracte eine wichtige Rolle. Wo sie mit einem Blindsacke combinirt sind, ist diese Rolle etwas fraglicher, und es ist noch keineswegs sichergestellt, ob der Austritt des Jungen durch den Scheidenblindsack direct in den Sinus urogenitalis geschieht. Es sind übrigens nicht einmal

die anatomischen Befunde ganz sichergestellt, da z. B. für Macropus Benettii auch ein geschlossener und mit einem Septum versehener Scheidenblindsack angegeben ist.

S. OWEN über Marsupialia in Todds Cyclopaedia; ferner LUCAE (Macropus Billardieri). Zoolog. Garten 1867. S. 418 u. 471. G. CATTANEO (Macr. Benettii), Atti de Soc. ital. d. Sc. nat. Vol. XXIV. A. BRASS, Beitr. z. Kenntnis des weibl. Urogenitalsystems der Marsupialen. Leipzig 1880.

Wenn wir bei den Marsupialiern in der Ausbildung des unteren Endes des MÜLLER'schen Ganges zu einer doppelten Scheide zwar eine Entfernung von den Monotremen, aber doch noch primitive Zustände erkannten, so findet sich bei den *monodelphen Säugethieren* in der geringeren oder größeren Concrescenz jenes Abschnittes der MÜLLER'schen Gänge ein weiterer Fortschritt ausgedrückt. *Die Verschmelzung vollzieht sich hier ontogenetisch an derselben Stelle, an welcher sie phylogenetisch bei den Beutelthieren erfolgt war*, und schreitet von dieser Stelle aus nach beiden Richtungen, am vollständigsten gegen den Urogenitalcanal fort. So kommt es zur Bildung einer einheitlichen Scheide, an der nur selten eine theilweise Duplicität besteht.

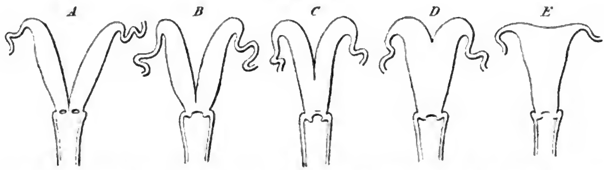
Sehr wahrscheinlich steht dieser Fortschritt im Zusammenhang mit dem Verhalten der Geschlechtscanäle während der Sonderung des Geschlechtsapparates. Die Urnierengänge werden nämlich sammt den MÜLLER'schen Gängen, die erst medial von den ersteren, dann nach hinten zu liegen, zu einem Bündel, dem *Genitalstrang* (*Geschlechtsstrang*, THIERSCH) zusammengeschlossen, wobei den aus dem Becken kommenden, zur vorderen Bauchwand ziehenden starken Umbilicalarterien eine den Zusammenschluss fördernde Bedeutung zukommt. Diese Arterien gelangen erst bei den Monodelphen zu ansehnlicherer Ausbildung, wodurch das aus der vollständigen Trennung der Scheiden sich ergebende Fehlen eines Genitalstranges bei den Beutelthieren seine Erklärung findet.

Aus diesen Verhältnissen entspringt auch die Verschiedenheit des Ureterverlaufes. *Bei Beutelthieren tritt der Ureter allgemein medial von dem Geschlechtsgange* (resp. von den Scheidencanälen) *zur Blase. Bei den monodelphen Säugern nimmt er einen lateralen Weg. Dieser Weg ist ihm vorgeschrieben durch den Genitalstrang.* Die sich aus der Ureteranlage, dem Nierengange, sondernde Niere hat jenen Weg, den später der Ureter zieht, durchlaufen, und bei den didelphen Säugern bleibt die Bahn zwischen den beiderseitigen Genitalcanälen frei, indess sie bei den monodelphen durch den Genitalstrang median verlegt ist und daher eine laterale Richtung nimmt.

Bei dieser Verschiedenheit sehr frühzeitig auftretender Lageverhältnisse bestehen die gleichen Abschnitte wie bei den didelphen Säugern fort. Der *Oviduct* ist in den niederen Zuständen nicht ganz scharf vom Uterus gesondert und bietet darin noch ein Zeugnis der ursprünglichen Gleichartigkeit des Geschlechtscanals. Immer aber stellt er eine mit engerem Lumen vom Uterus ausgehende Röhre vor, welche sich an ihrer letzten häufig gewunden verlaufenden Strecke erweitert und dabei auch dünnere Wände erhält. Diese Ampulle des Oviductes läuft dann zum meist trichterförmigen Ende mit dem Ostium abdominale. Das Ostium verhält sich bei bedeutender Weite doch einfach, mit glattem

Rande bei den Cetaceen, indess es sonst in der Regel mit Fimbrien besetzt ist. Diese laufen von Schleimhautfalten aus, die vom erweiterten Theile des Oviductes herkommen. Allgemein bestehen Beziehungen zwischen Oviduct und Ovarien, indem die Mündung des ersteren dem letzteren zugekehrt oder auch direct mit ihm verbunden ist. Die den Oviduct umschließende Peritonealfalte ist besonders bei gewundenem Verlaufe des Oviductes in eine mit der Tubenmündung auch den Eierstock umschließende, weitere oder engere Tasche umgebildet (*Bursa*

Fig. 336.



Verschiedene Zustände des Uterus bei **Säugethieren**. Diese Veränderungen gehen von einem Zustande aus, welcher als paarige Strecke der Ausführwege, als doppelter Uterus sich darstellt (*A*), welcher allmählich in vielen Stufen (*B*, *C*, *D*, *E*) zu **einem einheitlichen Organe** verschmilzt.

ovarica), von welcher auch bei mehr gestrecktem Verlauf des Oviductes eine Andeutung sich erhält, wie bei den Prosimiern und den Primaten (Fig. 338 *ov*). Sehr eng ist der Eingang in jene Tasche bei den Carnivoren.

Diese Tasche fehlt bei den Cetaceen, welche sie nur in jener Andeutung besitzen und sich auch darin primitiv verhalten. In der Tasche wird eine sichernde Einrichtung der Übertragung der Eier in den Oviduct zu erkennen sein.

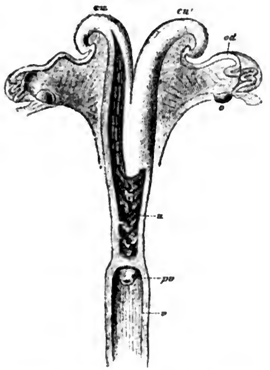
Der im *Uterus* gegebene, wichtigste Abschnitt der weiblichen Ausführwege ist wie in keiner der unteren Abtheilungen zahlreichen Modificationen unterworfen, die einerseits aus der Anzahl der jeweils in ihm ihre Entwicklung bestehenden Jungen und der Art ihrer Beziehungen zur Uteruswand entspringen, andererseits aber auch in Umbildungen von niederen Zuständen zu höheren ausgedrückt sind.

Von den Monotremen her durch die Beutelthiere erhob sich der Werth dieses Organs für den Schutz und die Ausbildung der sich in ihm entwickelnden Jungen auf höhere Stufen, indem seine Leistung in jener Richtung sich gesteigert hat, um bei den monodelphen Säugethieren noch Größeres zu bieten. Wenn auch gleichfalls nur stufenweise und in keineswegs gleichartiger Form, kommt es bei den Monodelphen zu einer innigeren Verbindung der Frucht durch Vermittlung ihrer Hüllorgane mit den Uteruswandungen, dergestalt, dass der sich entwickelnde Körper der Jungen seine Ernährung aus dem Blut der Mutter empfängt. Fötale und mütterliche Blutgefäße lassen ihren Inhalt in wechselseitige Diffusion gelangen. Die mit vollkommenem Materiale geleistete Ernährung gestattet dem sich entwickelnden Jungen die Erlangung einer größeren Reife

als noch bei den Beutelthieren, wenn damit auch noch nach der Geburt Ansprüche an den mütterlichen Organismus eine Zeit hindurch fortbestehen.

Der niederste Zustand besteht bei den beiden Uteris in vollständigem Getrenntbleiben, deren jeder mit einem besonderen Os uteri in die Scheide sich öffnet (*Uterus duplex*, Fig. 336 *A, B*), wie bei vielen *Nagern* (Leporiden, Sciuriden, Hydrochoerus). An der Scheide erhalten sich in einem Falle sogar noch Trennungsspuren, indem sie am ersten Drittel ihrer Länge ein Septum besitzt (Lagostomus). Eine Näherung der beiden Mündungen auf einem gemeinsamen Vorsprunge (Castor) führt zu einer Vereinigung der Uterusmündungen (Uterus bipartitus, Murina, Coelogenys, Dasyprocta), und daran schließt sich die Bildung eines einheitlichen Uterus, der sich lateral in zwei Hörner fortsetzt (Uterus bicornis, Fig. 337 *cu, cu'*). Diese besitzen verschiedene Ausdehnung, wie auch der einheitliche Abschnitt wechselnde Verhältnisse darbietet. In diesen mannigfachen Zuständen finden wir den Uterus in einer großen Anzahl von Säugethier-Ordnungen verbreitet. Wo die Hörner im Übergewicht stehen, dienen sie, wie beim Uterus duplex, in der Regel der Entwicklung einer größeren Anzahl von Embryonen (viele *Insectivoren*, die meisten *Carnivoren*), wobei dann jene der Zahl der Embryonen entsprechenden Erweiterungen oder Ausbuchtungen der Hörner während der Gravidität entstehen. Einer reicheren Brut entsprechen auch die langen Uterushörner der *Schweine*, während bei anderen *Ungulaten* mit einer Minderzahl von Jungen, die sogar auf ein einziges zurücktreten kann, Längenentfaltung der Hörner von der bedeutenden Ausdehnung der Fruchthüllen (vorzüglich des Chorion) in Anspruch genommen wird. Die letzteren sind hier angepasst an das Fortbestehen langer Uterushörner, welche von einem multiparen Zustande ererbt sind (die meisten *Artiodactylen* und viele *Perissodactylen*).

Fig. 337.



Weibliche Geschlechtsorgane von Ovis aries. Beiderseits ist die Bursa ovarica dargestellt. *o* Ovar. *od* Oviduct. *cu, cu'* Hörner des Uterus. *u* Uterus. *pv* Processus vaginalis. *v* Vagina.

Ein Zurücktreten der Ausdehnung der Hörner des Uterus lässt einen mehr einheitlichen Uterus entstehen. Wie dieser von einem doppelten sich ableitet, lehren die *Edentaten*, unter denen noch ein Uterus duplex besteht, der mit zwei Ostien in die Scheide mündet (Orycteropus, Rapp). Bei anderen sind die beiden zum Uteruskörper sich vereinigenden Hörner von geringer Länge (Chlamydophorus, Hyrtl), oder sie erscheinen nur als Ausbuchtungen des meist ziemlich in die Länge gezogenen Uterus, wie dies bei der Mehrzahl der Edentaten sich findet.

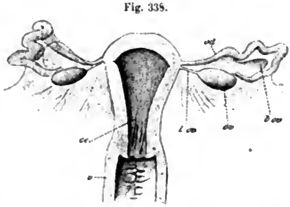
Die Verkürzung der Hörner macht sich auch in anderen Abtheilungen geltend (*Chiroptera*), wobei der einheitliche Körper an Bedeutung gewinnt. Verschiedene Zustände äußern sich in dieser Hinsicht bei den *Prosimiern*, und von dem Vorkommen noch ziemlich langer Hörner (Chiromys, Tarsius) finden sich zu sehr kurzen (Lemur) vermittelnde Zustände vor. So wird der Uterus mehr und mehr ein einheitliches Organ, und lang und schmal gestaltet zeigt er bei den *Primaten* nur selten noch

Andeutungen von Hörnern (Cynocephalus), die sonst in der Regel nur vorübergehend erkennbar sind, wie dieses auch beim Menschen bekannt ist.

Ähnlich verhält es sich mit der gestreckten Gestalt, die bei den Quadrumanen besteht und beim Menschen gleichfalls nur durchlaufen wird. Mit diesem Schwinden der Duplicitätsreste, die in den Hörnern sich noch ausdrückten, geht der Verlust des multiparen Zustandes Hand in Hand, und wir finden in jenen Abtheilungen die Function des Uterus der Entwicklung nur eines oder höchstens zweier Jungen zugewendet.

Die *Sonderung des Uterus* (Fig. 338) *gegen die Scheide* (*v*) *ist sehr häufig wenig deutlich vollzogen*, und beide gehen ohne scharfe Grenze in einander über, wenn auch die Beschaffenheit der Schleimhaut in beiden verschieden ist. Edentaten, manche Insectivoren und Prosimier, auch Ungulaten bieten hierfür Beispiele. In andern Fällen setzt sich der Uterus gegen die Scheide ab, doch kommt es erst bei den Quadrumanen zur Ausbildung mächtigerer Muskulatur an dem der Scheide zugekehrten Abschnitte, welche dadurch als Cervix gegen den Körper sich abzusetzen beginnt. Am Fundus erhält sich aber die Muskulatur bei den Affen schwächer als beim Menschen.

Fig. 338.



Weibliche Geschlechtsorgane von Inuus cynomolgus. *ov* Ovar. *b.ov* Bursa ovarica. *l.ov* Ligamentum ovarii. *od* Eileiter. *ce* Os uteri. *v* Scheide.

Reste der Urniere sowie des *Urnierenganges* sind in der Regel noch nachweisbar und in der die Ovarien tragenden und die Tuben umschließenden Peritonealfalte enthalten, welche zu den Hörnern des Uterus, dann zu dessen Körper ziehend, hier auch als Mesometrium aufgefasst wurden. Die Reste der Urniere stellen unregelmäßig geknäuelte Canäle vor, welche von der Befestigungsstelle des Eierstockes aus in verschiedener Zahl in die zum Oviduct sich begebende Bauchfellduplicatur eingeschlossen liegen, also in dem ursprünglichen Peritonealüberzuge der Urniere. Mehr oder minder deutlich im Zusammenhang mit diesem als »Nebeneierstock«, Parovarium oder *Epoophoron* bezeichneten rudimentären Organe steht das Rudiment des Urnierenganges, der *Gartner'sche Canal* (*Malpighi'scher Canal*), welcher längs des Oviductes um die Hörner des Uterus oder auch weiter verfolgbar ist. Beim Menschen wird ein Rest davon in den Uteruskörper mit eingeschlossen und ist im kindlichen Alter daselbst nachweisbar.

Die Ausleitewege der *Cetaceen* schließen sich durch den Besitz eines Uterus bicornis, der aber nur einen kurzen Körper trägt, an die niederen Formen an. Doch ist ein Os uteri gesondert. Länger ist der Körper des gleichfalls zweihörnigen Uterus bei den *Sirenen*. Noch wenig sichergestellt ist das Verhalten des Uterus bei den *Proboscidea*, wo ein Uterus duplex, sogar eine Theilung der Scheide beschrieben ist (M. Watson, Transactions of the Zoolog. Soc. Vol. XI. Part. 4. 1881), wie denn auch die früheren Beobachter nicht einstimmig berichten. Vielleicht gehen hier noch

während des Lebens Veränderungen vor sich, und es werden durch die Gravidität Umänderungen hervorgerufen.

Wie der Uterus in seiner Länge — in allen seinen in Bezug auf die Hörner verschiedenen Zuständen — große Differenz darbietet, so bestehen solche auch für die Scheide. Am kürzesten ist sie bei Hyaena crocuta, was wohl Hand in Hand geht mit der bedeutenden Ausbildung des Urogenitalcanals, welcher functionell die Scheide vertritt.

H. C. WATSON, Proceed. of Zoolog. Soc. 1877. F. CHAPMAN, Proceed. Acad. of nat. Sc. Philadelphia 1888.

Die *Schleimhautauskleidung* des Uterus zeigt sich in ihren Verschiedenheiten zum Theile in Beziehung zu der Art der Verbindung zwischen Mutter und Frucht. Sie bietet bedeutende Falten bei allen Ungulaten, mehr der Länge nach ziehend bei den Perissodactylen, bei Artiodactylen entweder in die Quere gestellt (Schwein) oder einen schwachen Wulst (Carunculae, *uterine Cotyledonen*) bildend (Cerviden, Boviden). Beim Rind sind diese, die Verbindungsstellen mit dem Chorion der Frucht darstellenden Erhebungen in jedem Horne in vier Längsreihen geordnet. Der Drüsenapparat scheint auch bei den monodelphen Säugern allgemein durch lange, schlauchförmige Drüsen dargestellt zu werden. Er fehlt der Scheide, deren Schleimhaut in bedeutender Mannigfaltigkeit der Faltenbildung sich darstellt: Längs- und Querfalten in verschiedenen Combinationen, auch schräg in Spiralform verlaufende, wie z. B. bei manchen Perissodactylen (Tapir) und Artiodactylen (Dicotyles).

Wenn ich aber die Reduction der beiden Uteri auf einen einzigen von einem Übergange des multiparen Zustandes in den uniparen ableitete, habe ich bloß den mit Exemplification auf Ungulaten sich erhebenden Einwand zu widerlegen. Die meisten der Ungulaten sind nicht mehr multipar und doch im Besitze eines Uterus bicornis. Hier ist zu erwägen, dass auch da, wo nur ein Junges geworfen wird, in das andere Uterushorn ein Theil der Eihüllen (das Chorion) sich fortsetzt, so dass die *Theilnahme des gesammten Uterus* beansprucht wird. Diese bedeutende Ausdehnung des Chorion findet wieder ihre Erklärung in der Cotyledonenbildung, ebenso wie in der vollkommeneren Ausbildung, in welcher das Junge zur Welt kommt.

Die Entstehung unpaarer Theile aus den paarigen MÜLLER'schen Gängen geht bei den monodelphen Säugern nicht vom Anfange jener Canäle aus, sondern erfolgt an der Grenze des ersten und des zweiten Dritttheiles ihrer Länge (MIHALKOWICS). Da diese Stelle ziemlich genau jener entspricht, an welcher bei didelphen Säugern eine gleiche mediane Verbindung der weiblichen Geschlechtscanäle in stufenweiser Ausführung begriffen ist, konnte ich jene ontogenetische Eigenthümlichkeit der Monodelphen schon längst als aus dem *didelphen Zustande* ererbt erklären (1870). Der aus dem Ureterverlauf dagegen erhobene Einwand findet in der Bildung des Genitalstranges der Monodelphen seine Erledigung, insofern durch diesen der sich sondernden Niere statt des medialen der laterale Weg angewiesen wird.

Männlicher Apparat und Veränderungen seiner Organe.

§ 380.

Die *männlichen Geschlechtsorgane* der Säugethiere setzen die früheren Einrichtungen in allen wesentlichen Punkten fort und bieten nur eine geringe Zahl von Sonderungen. Diese Verschiedenheit gegen das weibliche Organ gründet sich auf die Stabilität der physiologischen Leistung, die beim männlichen Geschlecht der Hauptsache nach in Bildung und Ausleitung des *Sperma* besteht, während sie

beim weiblichen Geschlecht durch die immer höhere Stufen beschreitende Brutpflege an den dazu dienenden Strecken der Ausleitewege Umgestaltungen hervorrief.

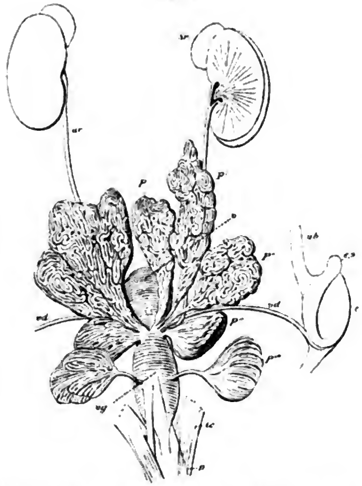
Auch die Anlage und die Sonderung des Apparates erfolgt wie bei den Reptilien; wir sehen die Keimdrüse auf dieselbe Weise sich zum Hoden (Fig. 339) gestalten, der mit einem Theile der Urniere in Verbindung tritt. Eine verschieden große Anzahl von *Vasa efferentia* verlässt den rundlich oder oval geformten, zuweilen (Cetaceen) stark verlängerten Hoden meist weit vorn an dessen Zusammenhang mit dem Peritoneum und tritt zu dem in der Regel umfänglicheren Kopfe des *Nebenhodens, Epididymis* (Fig. 339 *ep*), welcher dem Hoden mehr oder minder eng sich anschließt und auch das *Vas deferens* (*vd*) hervorgehen lässt. Dessen dichte Windungen setzen noch einen Abschnitt des Nebenhodens zusammen und strecken sich erst nach dem Abgange aus diesem, worauf das Vas deferens, an Dicke der Wandungen zunehmend, sich zum Grunde der Harnblase wendet und unter Convergenz der beiderseitigen gegen den *Urogenitalsinus* verläuft, in dessen Anfang die Ausmündung meist gesondert statthat.

Während am Hoden außer der Form nur die Zahl der aus Samencanälchen gebildeten Läppchen und die Verbindungen derselben im Hilus des Hodens zu einem Netze des Corpus Highmori nach Umfang und Lage manche Verschiedenheiten darbieten, ergeben sich weit mehr Differenzen in dem Zusammenhange mit dem Nebenhoden. Bei vielen Säugethieren ist diese engere Verbindung nur auf die von den Vasa efferentia durchsetzte Strecke am oberen Hodenende beschränkt und der Hoden wie bei den Monotremen nur durch ein schlaffes, dünnes Mesorchium mit dem Nebenhoden angefügt (Beutelthiere, Nager), wobei eine ausgebildete Bursa testis besteht. Bei anderen ist diese Vereinigung unter Reduction des Mesorchium auf einer längeren Strecke zu einer innigen geworden, und dann umfasst die Epididymis den Hoden. Dies findet sich besonders bei Carnivoren, bei denen die Bursa testis zu einer schmalen Spalte reducirt ist.

Am Samenleiter werden Erweiterungen des Endabschnittes angetroffen, welche jedoch nur zum Theil zur Ansammlung des Sperma dienen. Die in der Wand dieser »*Ampullen*« ausgebildeten Drüsen tragen nicht nur am meisten zur Verdickung der betreffenden Strecke bei, sondern lassen auch die secretorische Verrichtung derselben in den Vordergrund treten. Durch von diesem Abschnitt her gesonderte Gebilde, die man als *Samenblasen* (*Vesiculae seminales*) bezeichnet hat, tritt dies nur noch mehr hervor, denn auch sie sind nicht »Samenbehälter«, wenn auch in einzelnen Fällen Sperma sich in ihnen vorfindet, wie z. B. beim Menschen, sondern die in der Wandung derselben reich entfalteten Drüsen verleihen ihnen mehr den Charakter secretorischer Organe. Der diese Gebilde durchziehende Hohlraum, welcher sich auch in die oft vorhandenen Ausbuchtungen, welche auch bedeutende Ausdehnung erlangen können, erstreckt, dient zur Ansammlung des Drüsensecretes, dessen Bedeutung wohl in einer Zumischung zum Sperma liegt. Durch diese vom Samenleiter aus entstandenen Anhangsgebilde wird die letzte, meist ganz kurze Strecke der ersteren als besonderer Abschnitt unterscheidbar; sie bildet den engeren *Ductus ejaculatorius*, welcher zur Ausmündung gelangt.

Die sogenannten Samenbläschen sind in fast allen höheren Abtheilungen verbreitet, den Monotremen und Marsupialiern, auch den Carnivoren fehlen sie. Sehr schwach entwickelt sind sie bei Lepus. Dagegen sind sie bei den meisten übrigen, z. B. bei Nagern, sehr ausgebildet, auch bei Insectivoren kommen sie zuweilen sehr mächtig entfaltet vor (Erinaceus) (Fig. 339*p*, *p'*), auch bei den Ungulaten. Während sie bei manchen Prosimiern wieder vermisst werden, finden sie sich bei andern (Lemur), auch bei Chiropteren (Pteropus) als einfache Schläuche von ziemlicher Länge, terminal getheilt bei Platyrrhinen (Mycetes), indess sie bei Katarrhinen gebuchtet sich darstellen mit terminaler Umbiegung, ähnlich wie auch beim Menschen.

Fig. 339.



Harn und Geschlechtsorgane von **Erinaceus europaeus** in dorsaler Ansicht, die rechte Niere im Längsschnitt. *Nr* Nebenniere. *ur* Ureter. *t* Hoden. *ep* Epididymis. *vb* Vasa spermatica. *P*, *P'*, *P''*, *P'''*, *P''''* Drüsenapparat. *c* Harnblase. *ug* Urogenitalcanal. *p* Penis. *vd* Vas deferens.

Die in fast allen Abtheilungen nachgewiesene Erhaltung von *Resten* der *indifferenten Anlage* des Geschlechtsapparates ward auch bei Säugethieren vielfach erkannt. Rudimente des nicht zum Nebenhoden verwendeten Theiles der Urniere sind bei letzteren zuweilen zu finden, sie stellen bald Knäuel isolirter Canäle vor, bald münden sie als »Vas aberrans« in den Samenleiter ein, Verhältnisse, die für den Menschen am genauesten bekannt sind. Von dem MÜLLER'schen Gange erhalten sich sowohl proximale als distale Theile, die letzteren zwischen Nebenhoden und Hoden, beim Menschen als ungestielte Hydatide bekannt, indess ein proximaler Abschnitt, einem *Sinus genitalis* entsprechend, in den Sinus urogenitalis mündet, meist in der Nähe der Mündung des Samenleiters als *Uterus masculinus* (E. H. WEBER, Vesicula prostatica) bezeichnet. Bei bedeutenderer Ausprägung wiederholt dieser, auch nicht bloß den Uterus repräsentirende Apparat die Formen des betreffenden weiblichen, so z. B. in zwei Hörnern bei Nagern, wo das Organ z. B. bei Castor sehr bedeutende Ausbildung findet, ferner bei Carnivoren (Lutra) etc. Im Fötalleben in allen Abtheilungen verbreitet, tritt der Apparat früher oder später (sehr

frühzeitig z. B. bei Ovis) die Rückbildung an, auf der er sich in mannigfaltigen Stufen später darstellt.

Dass die sogenannten *Samenbläschen* mit dem Vas deferens gleichen Bau besitzen, also auch mit Muskulatur versehen sind, erhellt aus ihrer Genese von ersterem. Bei Nagern werden sie bald durch etwas gebogene, lateral eingekerbte, bald an der ganzen Oberfläche Buchtungen zeigende Organe dargestellt, welche in der feineren Structur den die Wandungen einnehmenden Drüsenapparat erkennen lassen. Beim Pferde bestehen an dem großen Organe zahlreiche Ausbuchtungen, wie Drüsenlappen. Diese sind kleiner bei Wiederkäuern, noch kleiner und zahlreicher bei Schweinen. Vermisst habe ich die Samenbläschen bei Cynocephalus babuin, wodurch an die Carnivoren erinnert wird.

Aus dem Endabschnitte des zum Samenleiter werdenden Urnierenganges geht bei *Lepus* ein eigenthümliches Gebilde hervor, welches früher auf den weiblichen Apparat bezogen wurde. Die Enden der Urnierengänge vereinigen sich unter Erweiterung zu einem gemeinsamen Abschnitte, in welchen auch, wenigstens äußerlich, eine verschmolzene Strecke der MÜLLER-schen Gänge aufgenommen wird (MIHALKOWICS). Während die so entstehende Tasche nach oben sich ausdehnt, rücken die anfänglich an ihrem blinden Ende in sie übergehenden Urnierengänge nach vorn und erhalten selbständige Ausmündungen im Urogenitalsinus. Die Tasche stellt schließlich einen hinter den Samenleitern vom Urogenitalsinus emportretenden Anhang vor, (Fig. 340*g*), in dessen hintere Wand noch später zu berücksichtigende Drüsen sich einbetten (siehe die genaueren Darstellungen bei MIHALKOWICS, l. c.). Das Organ scheint der Ansammlung von Sperma zu dienen.

Fig. 340.



Blase und Canalis urogenitalis von Lepus cuniculus. *A* von hinten, *B* ebenso, hintere Wand geöffnet, *C* seitlich. *v* Harnblase. *u* Ureter. *d* Samenleiter. *g* Sinus genitalis. *ug* Canalis urogenitalis.

Da bei vielen anderen Nagern am Anfange des Urogenitalcanals ein paar taschenförmige Ausbuchtungen bestehen, zwischen denen auf einem Colliculus seminalis die Ductus ejaculatorii ausmünden, darf wohl gleichfalls an die Betheiligung des MÜLLER'schen Ganges gedacht werden (Myopotamus).

E. H. WEBER, Zusätze zur Lehre vom Baue und den Verrichtungen der Geschlechtstheile. LEYDIG, Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. II. Bezügl. des Uterus masculinus: J. VAN DEEN, Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. I. Für beiderlei Geschlechtsorgane: LANGENBACHER, Zur Kenntnis der WOLFF'schen und MÜLLER'schen Gänge bei Säugern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. V. v. MIHALKOWICS, Die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internationale Monatsschrift 1885. H. MECKEL, Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Wirbelthiere. Halle 1848. R. LEUCKART, Das WEBER-sche Organ und seine Metamorphosen. Illustr. med. Zeitschr. Bd. I. 1852. Derselbe in TODD's Cyclopaedia Vol. IV. II pag. 1415.

Lageveränderung der Keimdrüsen.

a. Descensus. Männlicher Apparat.

§ 381.

Bis zu den Sauropsiden waren die Organe des Geschlechtsapparates in der Lage geblieben, die ihre Entwicklung ihnen zuwies, und nur in einzelnen Fällen wies eine Asymmetrie der beiderseitigen Theile auf eine Ortsveränderung des einen — in Vergleichung mit dem primitiven Zustand — hin. Aber hier handelte es sich nur um eine Verschiebung parallel mit der Längsachse des Körpers, und neue Einrichtungen waren nicht daraus hervorgegangen. Solche ergeben sich bei den Säugethieren, wobei die Peritonealbekleidung des Urogenitalapparates eine hervorragende Rolle spielt. Schon bei manchen Amphibien war die Urniere von einer Peritonealduplicatur derart umschlossen, dass sie mit einer Doppellamelle an der dorsalen Bauchhöhlenwand suspendirt erschien. Dies kommt allgemeiner bei Reptilien zum Ausdruck, und dann trägt jene Falte außer den von ihr umschlossenen Resten der Urniere auch die vor derselben entstandenen Theile: *Keimdrüse* und *Müller'schen Gang*. Der gesammte Befestigungsapparat bildet dann das Urnierenband, wie wir jene Bauchfellduplicatur nur nach dem Schwinden der Urniere nennen dürfen. Dazu kommen noch durch angefügte Theile bedingte Falten.

Ein solcher peritonealer Apparat besteht unter den *Säugethieren* bereits bei den *Monotremen*, wo die Lagebeziehungen unverändert fortbestehen und darin Anschlüsse an die Reptilien erkennen lassen. Das Urnierenband geht von der Überkleidung der Nieren linkerseits zum Zwerchfell empor und bildet eine *Plica diaphragmatica*, welche Falte rechterseits, wie bei Reptilien (Lacertilier), einen Fortsatz der Leber aufnimmt. Vom hinteren Ende des Hodens zieht eine scharfe Falte zum Vas deferens herab (*Lig. testis*), eine ähnliche geht vom Ovar zum Oviduct, nicht weit von dessen Übergang in den Uterus (*Ligamentum ovarii*). Beckenwärts geht das Urnierenband, seine beiden Lamellen aus einander spreitend, medial zum Enddarm, lateral über den Musc. psoas auf die ventrale Bauchwand über.

Dieses Verhalten wiederholt sich in den Embryonalzuständen der übrigen Säugethiere. Wir treffen hier von der Keimdrüse ausgehende Falten, eine schwache nach vorn und etwas lateral, eine stärkere nach hinten und medial gerichtet. Die letztere zieht zu den Geschlechtsgängen, an deren Wand sie verschwindet. Sie ist das *Lig. testis* resp. *ovarii*. Von der Überkleidung der Urniere verläuft eine Peritonealfalte über die Niere hinweg zum Zwerchfell (*Plica diaphragmatica*), verliert jedoch allmählich diese Beziehung und stellt dann den oberen Theil des Urnierenbandes vor. Eine zweite Falte tritt von der Urniere gegen die Inguinalregion (*Plica inguinalis*). Sie erscheint erst später als die Bänder der Keimdrüsen.

Mit der Reduction der Urniere wird deren Peritonealüberzug zu dem Urnieren-

bande, dessen Fortsetzung nach vorn die Plica diaphragmatica ist. Die bei den Monotremen einfachen Faltengebinde gewinnen eine bedeutendere Ausbildung durch glatte Muskulatur. Dieses auch sonst in der Cölomwand an vielen Örtlichkeiten zur Entwicklung kommende Gewebe wird für die von den Keimdrüsen ausgehenden Falten (Lig. testis, Lig. ovarii) sowie auch für die Plica inguinalis ein wesentlicher Bestandtheil, und das letztere ist dadurch auf eine höhere Stufe getreten und verdient die Bezeichnung Leistenband. Da es nicht selten von derselben Stelle der Geschlechtsgänge abgeht, wo das Keimdrüsenband sich befestigt, ward es in der Regel mit diesem einheitlich betrachtet und als Leitband »Gubernaculum« bezeichnet. Wir haben Grund, jene beiden Ligamente aus einander zu halten. Das erstere hilft, wie schon bei den Keimdrüsen bemerkt, die Bursa testis und die B. ovarii mit abgrenzen, indess das Lig. inguinale eine andere Rolle spielt.

Der indifferente Zustand in der Lage der inneren Geschlechtsorgane weicht bei den meisten Säugethieren einem jene Organe in neue Verhältnisse bringenden Vorgang, welcher als *Descensus testiculorum et ovariorum* bezeichnet wird, obschon er nicht für beide Geschlechter völlig gleichartig sich vollzieht. Bei einem Theile der Säugethiere kommt nur eine geringe Lageveränderung, größtentheils durch Verlängerung des Urnierenbandes, zu Stande, die Keimdrüsen bleiben aber in der Bauchhöhle liegen, in der Nähe ihrer Bildungsstätte oder nicht weit davon entfernt wie bei Cetaceen, Edentaten, indess sie bei anderen einen bedeutenderen Ortswechsel eingehen. Dies betrifft vorzugsweise das *männliche Geschlecht*, welches uns hier zunächst beschäftigen soll.

Auf einer niederen Stufe ergiebt sich der Descensus testiculorum als ein zeitweiser bei Nagern und Insectivoren. Der Hoden tritt hier in eine Ausstülpung der Bauchwand in der Inguinalregion, und dieses Gebilde *fungirt dann temporär als Hodensack*. Der Wechsel des Eintrittes des Hodens und des Rücktrittes in die Bauchhöhle ist an das Geschlechtsleben geknüpft, und letzterer Vorgang scheint zur Brunstzeit stattzufinden. Die gesammte Einrichtung findet bereits ontogenetisch ihre Anlage in der Entstehung eines zur Plica inguinalis wachsenden Fortsatzes der Muskelwand des Bauches, in welchen Fortsatz Züge des M. obliquus int. und transversus umbiegen, während die Achse des kegelförmig gestalteten Fortsatzes (*Conus inguinalis*) durch Bindegewebe gebildet wird. Indem dieser Conus mit der Plica inguinalis zusammenhängt, tritt er in Beziehungen zum Hoden resp. Nebenhoden und lässt später beim Eintritt des ersten Descensus eine an seiner Basis beginnende Ausstülpung stattfinden, wobei der Hoden in den nun entstandenen Binnenraum des ausgestülpten Conus inguinalis gelangt. Dessen vorher in der Bauchhöhle gelegenes Ende findet sich dann im Grunde der Ausstülpung nach wie vor mit dem Nebenhoden im Zusammenhang. Dann ist der Hoden von dem in eine Tasche (*Bursa inguinalis*) umgewandelten Conus inguinalis umgeben, dessen muskulöse Wand in die Bauchwand und zwar in die oben genannten Muskeln derselben sich fortsetzt. Die Tasche wird ausgekleidet von einer Fortsetzung des Bauchfelles, welches vorher den Conus überkleidet hatte

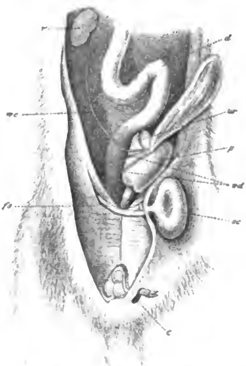
und mit dessen Ausstülpung in dessen Inneres gelangt. Beim Zurücktreten des Hodens in die Bauchhöhle wird die Tasche wie ein Handschuhfinger wieder eingestülpt, und dann ergeben sich die Verhältnisse wieder ähnlich wie die vor dem ersten Descensus. Dieser Lagewechsel ist verknüpft mit einer bedeutenden Ausbildung des Urnierenbandes, welches, sich verlängernd, dem Hoden jene Veränderung der Lage ermöglicht. Die die Aus- und Einstülpung der Tasche bewirkenden und dadurch die Lage des Hodens bestimmenden Factoren sind in der Muskelwand der Tasche zu suchen, welche beide Zustände bis zu einem mittleren oder Ausgleichsstadium führen kann. Das jeweils in letzterem gegebene labile Moment wird dann von anderen Umständen, die gleichfalls in der Bauchwand gegeben sind, zum Umschlag in den einen oder den anderen Weg geleitet.

Diese noch nicht dauernd gewordenen Zustände gewinnen in anderen Säugethierabtheilungen Beständigkeit, *indem nur ein einmaliger Descensus besteht.* Damit erscheinen noch Veränderungen der ersten Befunde, obwohl diese in der Hauptsache von jenen ableitbar sind. Bei den *Prosimiern* und den *Primaten* ist dies der Fall. Die Bildung einer Bursa inguinalis, an welcher sich die gesammte Muskulatur der Bauchwand — der M. obliquus ext. nur mit einer Portion — betheiligt, wird jedoch hier anticipirt und ebenso deren Auskleidung durch einen Bauchfellfortsatz (*Processus vaginalis*), mit welchem auch das Lig. inguinale in die Bursa gelangt. Inzwischen ist durch Wachsthumsvorgänge der Hoden nahe an die Mündung der Tasche gerückt. Er entfernt sich aber wieder davon, nachdem vom Grunde der Bursa ein Conus inguinalis in gleichen Beziehungen zur Muskulatur, wie wir es vorhin bei Nagern sahen, sich erhoben hat und eine Einstülpung der Bursa repräsentirt. Indem diese Bildung ins Lig. inguinale tritt und in diesem in die Bauchhöhle vorangeht, wird der Hoden vom Eingang in die Bursa abgedrängt, er sitzt dann auf einem terminal etwas verdickten Strang, eben der theilweise eingestülpten Bursa, und tritt in dem Maße, als die Einstülpung sich vervollständigt, wieder empor. Jener die eingestülpte Bursa bildende Strang stellt das *Hunter'sche Gubernaculum*, mit welchem Namen man auch das *Lig. inguinale* bezeichnete, vor, oder auch beide Theile zusammen. Nun beginnt der zweite eigentliche Descensus, der sich auf dieselbe Art als eine Ausstülpung des Conus inguinalis vollzieht, wie es oben geschildert wurde. Dann besteht eine jedoch nur theilweise von Muskulatur umwandete Bursa, in welcher der Hoden liegt, deren dorsaler Wand verbunden, nachdem das ihn in der Bauchhöhle frei haltende Urnierenband verstrich. Die in die Muskulatur der Bauchwand sich fortsetzende, weil daher stammende Muskelschicht bildet den *M. cremaster*, während das mit der Ausstülpung der Bursa wieder zu deren Auskleidung gelangende Peritoneum einen *Processus vaginalis* herstellt, dessen Binnenraum den Hoden umgiebt und mit weiter Öffnung mit der Bauchhöhle in Verbindung steht. Erst später, mit der Ausbildung eines *Leistencanals*, nimmt diese abdominale Communication einen geringeren Umfang an; sie bleibt aber bei Prosimiern und wahrscheinlich auch bei allen Affen erhalten, während sie beim Menschen sich verschließt.

Der Descensus vereinfacht sich bezüglich der dabei thätigen Theile bei *Marsupialiern*, *Carnivoren* und *Ungulaten*. Eine Bursa inguinalis kommt zwar ebenfalls zur Anlage, allein es bildet sich kein Conus inguinalis aus, so dass nur das gleichnamige Band mit der Entstehung der Bursa in diese herabtritt. Es ist also die noch bei der Prosimier-Primatenreihe vorkommende Einstülpung der Bursa übersprungen, und es vollzieht sich gleich der zweite Descensus, aber ohne Ausstülpung eines Conus. Der Bursa kommt dabei dieselbe Muskulatur zu, wie sie bei den vorerwähnten Abtheilungen bestand.

Diese Vorgänge ziehen auch das Integument in Betheiligung. Das daraus entstandene, die beiden Bursae inguinales umhüllende Gebilde ist der *Hodensack* (*Scrotum*) (Fig. 341 *sc*). Nager und Insectivoren, auch Chiropteren lassen die Scrotalbildung als eine Folge des geschehenen Descensus erkennen; sie besteht nur dann, wenn die Bursa ausgestülpt ist, ergiebt sich somit als periodischer Zustand, wobei am betreffenden Integument außer der inguinalen Vorwölbung nach dem Descensus keine Veränderung sich erweist. Aber eine schon bei Embryonen unterscheidbare Stelle ist bemerkenswerth durch spärlichere Behaarung, runzliche Beschaffenheit und durch den Besitz eines Netzes von glatter Muskulatur. Es ist die *Area scroti* am höchsten Punkte der Wölbung (Mus, Sciurus). Diese beiden Felder liegen einander genähert zwischen Penis und After und deuten in Fällen auch durch Pigmentirung eine besondere Bildung an. Sie zeigen durch ihr Vorkommen auch in den höheren Abtheilungen eine tiefere Bedeutung an, auf die wir unten zurückkommen; hier sei nur bemerkt, dass die Muskelschicht jener Area später die *Tunica dartos* des Hodensackes bildet.

Fig. 341.



Lage des Urogenitalsystems bei einem Beutelthier mit Vollzug des Descensus. *d* Enddarm. *c* Cloake. *r* Niere. *ur*, *uc* Ureter. *vd* Vas deferens. *p* Prostata. *fs* Funiculus spermaticus. *sc* Scrotum.

Durch den Mangel einer scrotalen Anlage schließen sich die *Prosimier* den Nagern und Insectivoren an, und das gilt auch von den meisten *katarrhinen Affen*. Bei diesen allen kommt erst mit dem Descensus ein Scrotum zu Stande. Beim Descensus wird sogar durch längeres Verweilen der Hoden in der Leistenregion an die niederen Zustände erinnert. Dagegen kommt bei *Platyrrhinen* eine Hodensackanlage zwischen Penis und After vor, auch bei Hylobates. Der bei den Affen noch schwankende Zustand kommt also erst beim *Menschen* zu einem festeren Gepräge. Die Anlage des Scrotums stellt dann eine paarige, zur Seite des Penis

liegende Vorwölbung dar — den *Genitalwulst* —, der durch allmähliches Zusammenrücken zwischen Penis und After das einheitliche Scrotum entstehen lässt. Die paarige Anlage, unabhängig vom Descensus, besteht ebenso bei *Beutelthieren*, *Carnivoren* und *Ungulaten*, und obwohl bei den ersteren das Scrotum durch seine weit vom Penis nach vorn gerückte Lage sich eigenthümlich darstellt (Fig. 341), so ist dies doch nur durch die besonderen Beckenverhältnisse und das Verhalten des Penis erreicht. Bei Carnivoren und allen Ungulaten wird der Penis allmählich von einer Hautfalte aufgenommen, durch die er weiter nach vorn an die Abdominalfalte geleitet wird. Er tritt dabei zwischen den beiden Scrotalanlagen hindurch, die erst nach vollendetem Verwachsen des Penis sich unter einander vereinigen, wie es auch bei den Primaten mit der Scrotalanlage der Fall ist. So hat die anfänglich nur periodische Lageveränderung des Hodens mit der Erlangung einer dauernden Bedeutung auch am Integument Veränderungen erzeugt.

Die *Edentaten* bieten in der Lage der Hoden in der Bauchhöhle verschiedene Zustände. Jene Organe sind bei den Faulthieren und bei Myrmecophaga didactyla durch breite Urnierenbänder mit der dorsalen Bauchhöhlenwand in Zusammenhang, befinden sich aber zwischen Blase und Rectum durch eine mediane Peritonealfalte unter einander in Zusammenhang und dabei auch mit der Blase in Verbindung. Bei Dasypus tritt ein Processus vaginalis in die inguinale Bauchwand, setzt sich aber weder nach außen hin fort, noch nimmt er den Hoden auf, während Manis den Hoden in den Leistencanal eingetreten besitzt (RAPP).

Mit dem Descensus entsteht bei den Säugethieren eine neue Combination von Organen, indess das die Bauchwand durch den mehr oder minder schrägen Leistencanal durchsetzende Vas deferens von den aus dem Urnierenbande stammenden Blut- und Lymphgefäßen des Hodens begleitet wird. Der dadurch gebildete Complex von Theilen (*Samenstrang, Funiculus spermaticus*) beginnt an der inneren Öffnung des Leistencanals und endet am Hoden. Der überkleidende Strang, *M. cremaster*, zeigt mehrfache Verschiedenheiten. Bei den Nagern ist er ein muskulöser Sack, eben so die Bursa inguinalis, die Manche auch »Cremastersack« nennen.

Diese Ausstülpung der Muskelwand erfährt fernerhin Rückbildungen, indem sich die Continuität der Muskelschicht auflöst und nur noch Züge erhalten bleiben, welche den Hoden schleifenförmig umziehen. Der M. cremaster der Prosimier und Primaten ist demnach, mit den Nagern verglichen, ein rudimentäres Gebilde, welches aber in diesen Abtheilungen selbst wieder verschiedene Stufen erkennen lässt.

Der *Hodensack* hat sich nach dem oben Dargelegten als eine Neubildung herausgestellt, die erst bei den höheren Abtheilungen der Säugethiere erworben wurde, allein er ist doch nicht ohne Anknüpfungen an andere Einrichtungen, die sogar mit dem Descensus selbst in Beziehung zu bringen sind. Die allgemein verbreitete und überall in den gleichen Verhältnissen zum Scrotum sich findende *Area entspricht in ihrer Lage sowie durch den Besitz reichlicher glatter Muskulatur der Area einer inguinalen Mamma*, wie sie bei Nagern etc. vorkommt und wieder mit der der Monotremen homolog sein dürfte. Bei den Beutelthieren ist nun zu ersehen, dass die Ausbildung der Milchdrüsen eine Veränderung der Muskulatur der Bauchwand derart hervorruft, dass ein Theil des *M. transversus abdominis* als *Compressor mammae* fungirt und damit eine Wirkung ausübt, welche bei der Art der Ernährung der unreifen Beuteljungen von Wichtigkeit ist. Ziehen wir noch in Betracht, dass jener Compressor der weiblichen Beutelthiere genau *dieselbe Muskelportion ist, welche bei den Männchen den Cremaster vorstellt*, so geht daraus eine engere Beziehung des

Mammarapparates zum Descensus testiculorum hervor. Wir werden dadurch zu der Annahme geführt, dass aus dem auf das männliche Geschlecht übergegangenen primitiven Mammarapparat in den Inguinalregionen (wie er sich ähnlich bei den Monotremen erhalten hat) eine unter der Einwirkung der Drüsen entstandene Einstülpung der Muskulatur der Bauchwand, auf ähnliche Weise wie der ganze Apparat übertragen zur Ausbildung gelangte und dann als *Conus inguinalis* erschien. Wie dieser mit dem *Lig. inguinale* sich in Verbindung setzte und dadurch Beziehungen zum Hoden gewann, ist aus den primitiven Zuständen zu verstehen, allein jenes zweifellos aus einer Peritonealfalte entstandene Band kann eben doch nur aus dem bereits bei Monotremen zu findenden Bauchfelltract hervorgegangen sein, welcher von den Genitalgängen aus zur Leistengegend sich erstreckt.

Wir halten also einen *eingestülpten Conus inguinalis* als Ausgangspunkt für den gesammten späteren Process; es ist derselbe Zustand, wie er bei Nagern und Insectivoren sich als primitiver ergiebt und auch in der Prosimier-Primaten-Reihe zum Theil sich wiederholt. Bei Carnivoren und Ungulaten ist jene primitive Anlage verschwunden. Der Conus inguinalis ist aber, einmal durch jene Beziehungen zum Mammarorgan entstanden, auch als Anlass für den Descensus anzusehen. Er wird als eingestülptes muskulöses Organ im Stande sein, bei Wirkung der Muskulatur die Einstülpung zum Ausgleich zu bringen, wobei der Hoden folgt und in dem zu einer *Bursa inguinalis* sich ausstülpenden Gebilde eine Stätte findet. Von dem Ausgleich der Einstülpung bis zur Ausstülpung ist nicht weit, und wenn man auch nur die erstere auf Rechnung der Muskelwirkung setzen kann, so wird die Ausstülpung doch als indirecte Folge der letzteren angesehen werden müssen, da der Indifferenzzustand zwischen Ein- und Ausstülpung gemäß der Beschaffenheit des Organs nicht gut als ein dauernder gedacht werden kann. Jede Druckwirkung auf den Inhalt der Bauchhöhle muss die Ausstülpung vollenden.

Aus solchen Vorgängen kann die phyletische Entstehung des Descensus und seiner Apparate Ableitung und dadurch Erklärung finden, und damit gelangen wir zu der niedersten Erscheinungsweise des Descensus in seiner Periodicität. Was hier z. B. bei Nagern noch unter dem Einflusse der primitiven Ursachen steht, wie wir sie von Seite der muskulösen Bursa inguinalis oder der Cremastertasche für den jeweiligen Descensus in Action treten sehen, wird später auf andere Processe übertragen, und es sind dann Wachsthumsvorgänge, welche als wirksame Factoren auftreten. Der ursprüngliche Mechanismus kommt dadurch auf andere Wege, wie wir solches in vielen anderen Fällen kennen. Hier sei nur an die Gestaltung des Gelenkes erinnert, welches phylogenetisch gleichfalls durch Muskelthätigkeit zur Ausbildung kommt, um später ontogenetisch sogar zu einer Zeit zu entstehen, wo noch gar kein Muskel Bewegungen ausführt! Durch die Übernahme der Ortsveränderung des Hodens von Seite anderer Factoren erklärt sich die immer geringere Entfaltung des Conus inguinalis, die zum gänzlichen Verschwinden desselben führt.

Die vorgetragene Hypothese (KLAATSCH) über den Descensus unterscheidet sich von den zahlreich vorhandenen anderen durch ihren Ausgang von den niedersten Zuständen und die Berücksichtigung *aller* während der Ontogenese erscheinender Befunde. Sie bringt dadurch sämmtliche bei den Säugethieren auf Descensus und Scrotalbildung sich beziehenden Einrichtungen in logischen Connex.

H. KLAATSCH, Über den Descensus testiculorum. Morph. Jahrb. Bd. XVI. Ebenda siehe auch die bezügliche frühere Literatur.

b. Weiblicher Apparat.

§ 382.

Die für das Indifferenzstadium der Geschlechtsorgane angegebenen Faltenbildungen des Peritoneums kommen auch mit der Sonderung des *weiblichen Apparates* zur Bedeutung. Aus der von der Keimdrüse zum Geschlechtsgange ziehenden Falte wird das *Ligamentum ovarii*, während die von der Urniere resp. dem Geschlechtsgange zur Leistengegend verlaufende das *Lig. rotundum uteri* entstehen lässt. Endlich kommt auch noch dem Urnierenbande eine besondere Ausbildung zu, indem es nach der Rückbildung der Urniere sowohl das Ovar als auch den Uterus und die Oviducte trägt, resp. sie mit der Bauchwand verbindet.

Das *Lig. ovarii* bildet durch den Besitz reicher Muskulatur einen rundlichen Strang. Es erstreckt sich immer vom ursprünglich hinteren Theil des Eierstocks zum Uterus, in der Regel da, wo dessen Hörner in die Eileiter übergehen, oder auch gegen die Hörner selbst, die es jedoch nicht immer erreicht, so dass es unterwegs ins sog. breite Mutterband ausstrahlt. Bei einheitlicher Gestaltung des Uterus (Prosimier, Primaten) wird es zum Uterus direct verfolgbar.

Als *Lig. uteri rotundum* (teres) ist die ursprüngliche Plica inguinalis ein beständiges Attribut des weiblichen Apparates und verläuft vom Uterus aus, von der Spitze seiner Hörner oder in der Nähe des Oviductanfangs beginnend, mehr oder minder der seitlichen Wand des Beckens angeschmiegt zur Leistengegend, wo es entweder sich auflöst oder, wie das Leitband beim männlichen Geschlechte, durch die Bauchwand gelangt. Glatte Muskulatur bildet auch in ihm die Grundlage, auf welcher noch von der Bauchwand her eine Strecke weit ein Bündel des M. transversus verläuft. Mit der Volumzunahme des Uterus bei der Gravidität tritt auch eine bedeutendere Ausbildung des Lig. rotundum ein.

Im *Urnierenbande* erhalten sich die primitiveren Verhältnisse vollständiger als beim männlichen Geschlecht, indem das Urnierenband mit seinem obersten, aus dem ursprünglichen Zwerchfellende der Urniere bestehenden Theile zwar über die Niere herabsinkt, aber meist noch in der Lumbalregion befestigt ist. Von da zieht jenes Band herab, den Oviduct und die Hörner des Uterus umfassend, um in den einheitlichen Uteruskörper von der Seite her überzugehen. Ebenso zieht es an seiner parietalen Befestigung an der Lendenregion zum Becken herab. In dieser Verbindungsweise beharrt es bei der Mehrzahl der Säugethiere. Nach dem bedeutendsten von ihm umfassten Organ wird es *Ligamentum uteri latum* benannt. Durch seinen Hinabtritt von der primitiven Befestigungsstelle ist auch den Ovarien ein *Descensus* zu Theil geworden, der sich, in der Prosimier-Primaten-Reihe immer an das Verhalten des Lig. latum geknüpft, noch weiter erstreckt, wobei die Vereinfachung des Uterus einen Factor vorstellt. Dadurch wird die parietale Befestigung des Bandes auf eine geringere Ausdehnung beschränkt und es nähert sich dann der ursprünglich oberste Theil des Bandes dem Eingange in die kleine Beckenhöhle, so bei den meisten Affen. Durch diesen Theil ziehen dann die verlängerten Vasa spermatica interna zu dem Ovarium. Beim weiteren distalwärts Rücken kommt derselbe aus

dem Zwerchfellbande der Urniere entstandene Abschnitt des breiten Uterusbandes an den Eingang des kleinen Beckens zu liegen, oder tritt sogar an dessen laterale Wand als Lig. ovario-pelvicum (Mensch). Dann ist das gesammte Urnierenband aus der ursprünglich fast longitudinalen Richtung als Lig. latum in eine rein transversale übergeführt, und das Ovarium kommt an dessen hintere Lamelle zu liegen, welche vorher die mediale war. Dieser »*Descensus ovariorum*« wird also von einer Lageveränderung des Urnierenbandes beherrscht, welche bei dem gleichnamigen Vorgange im männlichen Geschlechte zwar ebenfalls eine Rolle spielte, aber diese Rolle ist hier anderen Vorgängen untergeordnet, welche von der Bauchwand ihren Ausgang nehmen und den Descensus testiculorum als eine anderweit complicirtere Erscheinung ergeben, von der jenes nur eine Vorstufe ist.

Das Vorkommen desselben *Leitbandes* als *Lig. rotundum beim weiblichen Geschlecht*, wo es nicht die gleiche Function wie beim männlichen hat, kann zwar als eine Übertragung gelten, ähnlich wie die Mammarorgane dem männlichen Geschlecht übertragen anzusehen sind. In der That besteht für jenes Vorkommen aber doch eine tiefere Begründung. Wenn der beim Descensus testiculorum wichtigste Factor, wie es nach dem oben Dargelegten erscheint, im Conus inguinalis liegt, und dieser vom weiblichen Mammarapparat seinen phylogenetischen Ausgang nimmt, von daher dem männlichen Organismus übertragen, so wird es begreiflich, dass die im Gefolge jenes Conus inguinalis auftretende Plica inguinalis, aus welcher das Leitband sich herausbildet, auch dem weiblichen Geschlecht als ein integrirender Theil zukommt. Hier in der inguinalen Mamma liegen ja die Ursachen seiner Entstehung. Auch die bedeutende Ausbildung, die ihm hier zu Theil wird, ist darauf zurückzuführen, sowie das Vorkommen einer dem Processus vaginalis homologen peritonealen Ausstülpung, welche als *Nuck'scher Canal* das Lig. rotundum durch die Bauchwand begleitet und beim Menschen zuweilen angetroffen wird.

Bei diesem Bestehen im männlichen Geschlechte mit dem Descensus testiculorum verknüpfter Einrichtungen ist eine Lageveränderung des Eierstocks nach der Inguinalregion zu, sowie dessen weiteres Vordringen auf dem von dem Hoden durchlaufenen Wege, wie es in seltenen Fällen beim Menschen zur Beobachtung kam, von dem gleichen Gesichtspunkte aus zu beurtheilen.

Äufsere Geschlechtsorgane und Urogenitalcanal.

Divergente Bildungen.

§ 383.

Die Organe der Fortpflanzung beschränken sich in den unteren Abtheilungen (Leptocardier und Cyclostomen) auf die Keimdrüsen, und jene Ausführwege, welche bei den *Gnathostomen* aus dem Apparate der Urniere gewonnen wurden, bilden bei den Fischen den einzigen organologischen Zuwachs. Aber es machen sich bereits hier an den Mündestellen, oder wo diese in einer *Cloake* sich finden, in der Nachbarschaft von deren Öffnung Umgestaltungen geltend, welche in mannigfacher Art dem Geschäft der Fortpflanzung sich unterordnen, indem sie theils

dem Absetzen der Eier, theils der Sicherung der Befruchtung derselben dienen, also alle dem Zwecke der Erhaltung der Art.

Sehr mannigfaltig zeigen sich solche Einrichtungen bei Teleostei. Wir begegnen bei diesen hin und wieder einer Verlängerung der Urogenitalpapille, am bedeutendsten bei den Weibchen von Rhodeus amarus, wo dieses periodisch sich ausbildende Organ eine »*Legeröhre*« vorstellt. Stattliche Urogenitalpapillen kommen auch den Gattungen Lapadogaster, Gobiesox, Uranoscopus u. a. zu. Gelappte Hautfortsätze in der Nähe der Urogenitalmündung besitzen wohl gleichfalls eine Beziehung zur Geschlechtsfunction. Blennius gattorugine besitzt einen solchen Anhang am ersten Strahl der Analflosse, und bei Aulopyge ist die Urogenitalmündung in jener Flosse hinter deren ersten Strahl aufgenommen. Auch bei Cyprinodonten ist eine ähnliche Beziehung des Geschlechtscanals vorhanden.

Diesen vielfach schwankenden Zuständen gegenüber sind bei den Selachiern festere Verhältnisse eingetreten, indem beim männlichen Geschlechte die zur Seite der Cloakenmündung befindlichen Bauchflossen zur Bewerkstelligung einer Copula dienende Umgestaltungen darbieten, aus welchen schließlich sehr complicirte *Organe der Begattung* hervorgehen. Der niederste Zustand zeigt sich in einer Sonderung des innersten Strahls der Flosse zu einem kurzen, griffelförmigen Gebilde, auf dessen dorsaler Fläche eine Grube zu einem tiefen Spalte verläuft (Laemargus). Wahrscheinlich dient diese Einrichtung noch nicht einer Copula, die bei den übrigen Selachiern, deren Eier allgemein im weiblichen Organismus befruchtet werden, sich ausbildet. Demgemäß zeigt *der aus dem Metapterygium der Bauchflosse sich entfaltende Apparat* ein bedeutendes Volum mit zahlreichen Umgestaltungen, an denen auch das Integument und die Muskulatur der Flosse innigen Antheil hat. So entsteht ein Anhangsgebilde der Bauchflosse, das *Mixopterygium*, welches indessen erst bei älteren Thieren auch bezüglich der Skelettheile seine völlige Ausbildung erlangt. Diese nach den einzelnen Gattungen sehr mannigfaltig ausgeführten Organe zeigen im Allgemeinen eine dorsal und lateral beginnende und etwas spiralig verlaufende, tiefe Längsrinne, welche von Hautskeletbildungen an ihren Rändern gestützt wird. Die Rinne führt zu dem verstärkten Ende, an welchem besondere Skelettheile die eingerollten Wände eines sehr complicirten Raumes bilden (Raja), in dessen durch Muskulatur erweiterungsfähige Höhle eigenthümlich geformte Fortsätze einragen. Die Höhle kann durch Rotation einer Wandstrecke erweitert werden, wobei auch jene Fortsätze aus einander treten und die terminalen Skelettheile sich in rechten Winkel zur Längsachse stellen. Der ganze letzte Abschnitt des Organs erfährt dadurch eine Spaltung und vermag, in den weiblichen Apparat eingeführt, eine Copula zu bewirken.

Von der Auskleidung der Rinne setzt sich an deren vorderem Ende ein Blindschlauch in ventraler Richtung fort und lagert auf dem ventralen Theile der Flosse. In ihm liegt eine Drüse, deren schleimartiges Secret wohl bei der Function des Apparates Bedeutung hat.

Diese Organe kehren in anderer Ausführung auch bei den *Chimären* wieder, bei welchen noch eine neue Bildung hinzutritt. Eine mit Sägezähnen versehene

Platte articulirt entfernt von der Bauchflosse mit dem Beckengürtel und findet sich beiderseits in einer an der Wurzel der Bauchflosse vor der Cloakenmündung befindlichen Hauttasche geborgen, aus welcher sie herausbewegt werden kann. Die Zähne gehen von einer Knochenplatte aus, welche nur aus dem Hautskelet entstanden sein kann, während das sie tragende Knorpelstück dem Gliedmaßenskelet angehört. Der Apparat besitzt wohl die Function eines Reizorgans.

Zu den niederen Formen der hier betrachteten Organe gehört auch die verlängerte Urogenitalpapille von *Petromyzon*. Über einzelne Befunde bei Teleostei s. HYRTL, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane, l. c. Ein gelapptes erectiles Organ hinter der Urogenitalmündung ist bei Siluroiden (Plotosus Lacép.) durch BROCK beschrieben worden (Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. XLV).

Die Organe der *Selachier* hat M. E. BLOCH zuerst genau beschrieben. Schr. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin von Raja 1785 und von Acanthias 1788. J. DAVY, Researches, London 1839. Vol. II. S. auch L. AGASSIZ, Poissons foss. T. III. Tab. B. Über Laemargus: TURNER, l. c. Die Modificationen des Gliedmaßenskeletes in diesen Organen s. GEGENBAUR, Jenaische Zeitschrift Bd. V. 1869. Neuere Beschreibung von K. R. PETRI, Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. XXX. 1878. Die Organe werden für die Rochen als auch bei der Locomotion betheiligt angesehen und »Pterygopodien« benannt. Bezüglich *Chimaera* s. AGASSIZ, Poissons foss. T. III. Atlas Tab. C. LEYDIG, Arch. f. Anat. u. Phys. 1851.

Die geschilderten Organe verhielten sich als *accessorische*, in so fern sie von ursprünglich dem Genitalapparat fremden Bildungen ausgingen und dem letzteren sich nur physiologisch zugesellten. Dadurch unterscheiden sie sich von einer Reihe anderer Einrichtungen, welche engere Beziehungen zu den Ausführwegen des Geschlechtsorgans gewinnen. Die *Cloake* selbst stellt den Ort des ersten Auftretens dieser Gebilde dar und zeigt manche Modificationen, welche sich auf eine Begattung beziehen, bereits bei Amphibien. Hierher zählen vor Allem die Befunde mancher Urodelen, welche nicht nur in einem bedeutend entfalteten Apparate schlauchförmiger Drüsen bestehen, durch welchen die Begrenzung der Cloake zu einem wulstartigen Vorsprung umgestaltet wird, sondern auch aus einer ins Innere der Cloake, von deren hinterer (dorsaler) Wand vorspringenden erectilen Papille. In der letzteren ist wohl die erste Bedeutung eines Begattungsorgans zu sehen. Die größere Ausbildung dieser Theile beim Männchen, besonders zur Zeit der Fortpflanzung, lässt ihre Beziehungen, wenigstens im Allgemeinen, außer Zweifel, wenn auch für manches Einzelne noch keine sichere Meinung zu begründen ist.

Wie den Anuren keine hier anschließenden Sonderungen zukommen, so fehlen sie auch den *Gymnophionen*, finden aber hier durch besondere, die gesammte Cloake betreffende Einrichtungen einen Ersatz. Während nämlich die Cloake der Weibchen durch Kürze sich auszeichnet, ist jene der männlichen Thiere sehr lang und zerfällt in mehrere hinter einander liegende Abschnitte mit verschiedenem Verhalten der Schleimhautauskleidung. Eine muskulöse Scheide umschließt die Cloake und geht an den beiden Enden derselben in deren Wand über, indess ein anderer Muskel von vorn her sich an die Enden zweier blinden Anhänge der Cloake befestigt. Durch die muskulöse Scheide wird die Cloake hervorgestülpt, während der andere Muskel als ein Rückzieher wirkt. Der vorgestülpte

Theil fungirt als Begattungsorgan, wobei auch der Papillenbesatz eines Cloakenabschnittes, sowie die beiden Blindschläuche in Betracht kommen. Wir haben es also in diesem Falle nicht mit einem wirklichen äußeren Begattungsorgan zu thun, sondern mit einem inneren Theile, welcher nur temporär durch Ausstülpung hervortritt.

Diese Anpassung findet sich in verschiedenartiger Ausführung der untergeordneten Theile bei vielen Gattungen. Der gleichen Anpassung entsprechen auch die Enden der Geschlechtsgänge, welche im Ruhezustande der Cloake eine Knickung darbieten, die bei der Ausstülpung der Cloake sich ausgleicht. Auch am letzten Theile des Enddarmes besteht eine ähnliche Krümmung.

Duvernoy (v. Siphonops annulatus), Rev. et Mag. de Zoologie Ser. II. T. I. Günther v. Epicrium. Reptils of Brit. med. Ray Soc. for 1864. Spengel, l. c. Rathke (v. Siphonops), Arch. f. Anat. u. Phys. 1852.

Eine mehr partielle Betheiligung der Cloake an der Herstellung von Begattungsorganen kommt bei *Reptilien* zur Ausbildung, von denen nur Hatteria sich durch den Mangel solcher Organe auszuschließen scheint. *Eidechsen und Schlangen* besitzen paarige Fortsätze, die während der Embryonalperiode wie äußere Anhänge sich darstellen und wohl solche auch ursprünglich sind. Jeder ist einfach, aber gegen das Ende gabelig getheilt. Diese Organe kommen beiden Geschlechtern zu, erlangen aber beim männlichen eine viel bedeutendere Ausbildung. Mit der Entfaltung eines Muskels in ihrem Inneren werden sie allmählich zurückgezogen und erscheinen im ausgebildeten Zustande des Thieres als zwei, bei beiden Geschlechtern nur durch den Umfang verschiedene, mit der hinteren Cloakenwand (Fig. 342 *p*) in offener Verbindung stehende Schläuche, welche in besondere, längs des Schwanzes verlaufende subcutane Räume eingebettet sind. Jeder der Schläuche gabelt sich gegen das blinde Ende zu und steht dort mit den bereits erwähnten Muskeln in Zusammenhang. Die Schläuche können gegen die Cloake und von da nach außen hervorgestülpt werden und zeigen sich dann in ähnlichen Verhältnissen, wie sie bei ihrer Entstehung sich darstellten. Ausgestülpt läuft jedes dieser Organe in zwei mehr oder minder stumpfe Enden von verschiedener Form aus (Fig. 343 *p*), während sie an der Basis unter einander zusammenhängen und ein einheitliches Organ darzustellen scheinen. Auf der lateralen Seite verläuft eine etwas spiralig nach hinten, dann median gerichtete Rinne von der Cloake her und dient zur Überleitung des Sperma (*Samenrinne*). Von den Muskeln sind die am blinden Ende der Schläuche inserirten Rückzieher die ansehnlichsten. Nahe an der Wurzel der Schläuche münden Drüsen (*gi*), Sonderungen von Cloakendrüsen. Epitheliale Stachelbildungen zeichnen die Enden der Organe aus, in welchen *cavernöses Gewebe* bei der Ausstülpung in Wirksamkeit tritt.

Fig. 342.

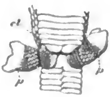


Cloake von Python, von vorn her geöffnet. *R* Enddarm. *u* Ureterenmündungen. *gi* Drüsenschläuche, bei * ausmündend, in den Anfang der Penisschläuche *p*, von denen der eine der Länge nach geöffnet ist.

Bei *Schildkröten* und *Crocodilen* bestehen andere Einrichtungen, die von jenen

nicht direct ableitbar sind, so dass wir in diesen Organen der Reptilien einer bedeutenden Divergenz begegnen. Vielleicht sind jedoch die beschriebenen Formen primitivere Bildungen von ursprünglich größerer Verbreitung, denn bei Crocodilen mündet an derselben Stelle, wo bei Eidechsen die Begattungsorgane sich ausstülpen, eine große Drüse aus, welche gleichfalls hervorstülpbar sein soll. Damit ergiebt die Vergleichung mit den Eidechsen an derselben Stelle ein vorstülpbares Organ, welches in dem einen Falle von einer Drüse begleitet, in dem anderen durch dieselbe repräsentirt wird, nachdem eine andere Art von Begattungsorgan zur Herrschaft gelangte. Die Einheitlichkeit der Abstammung dieser Organe ist keineswegs als völlig verloren gegangen anzusehen.

Fig. 343.



Ausgestülpter Zustand der Begattungsorgane von Coluber. *p* freies Organ, *cl* Anfang. (Nach RATHKE.)

Das als *Drüse* bezeichnete Organ besitzt ein weites Lumen, welches bei Schlangen mit einer talgähnlichen Substanz erfüllt ist. Die Wandung besitzt eine wabige Beschaffenheit und liegt in der Tiefe der Einsenkung in die secretorischen Schläuche.

Das Innere der Begattungsorgane ist durch cavernöses Gewebe gebildet (LEYDIG), durch dessen Theilung das Hervortreten stattfindet. In dieses Gewebe muss aber auch die Einstülpung des Organs stattfinden, Verhältnisse, die noch der näheren Erörterung bedürfen.

Beginn der Sonderung eines einheitlichen Begattungsorgans (Phallus).

§ 384.

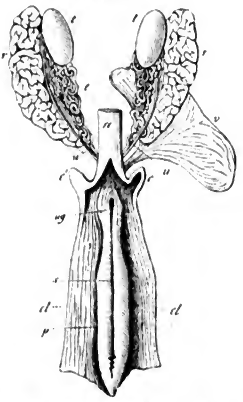
Die Mannigfaltigkeit der äußeren Geschlechtsorgane wird durch eine neue Form vermehrt, welche bei *Schildkröten* und *Crocodilen* sich darstellt. Wir betrachten sie nicht bloß auf Grund ihrer Verschiedenheit von den anderen gesondert, als vielmehr wegen der Bedeutung, die ihr in Bezug auf die höhere Abtheilung zukommt. Für diese stellt jene Form den Ausgangspunkt einer Reihe großartiger Sonderungen vor, die wir bis zu den Säugethieren verfolgen.

Als Unterschied von den anderen Organen kommt vor Allem die Localität ihrer Entstehung in Betracht, nämlich die *ventrale Wand der Cloake*. Hier sondert sich aus der Schleimhaut ein Organ, welches, im männlichen Geschlecht mehr, im weiblichen weniger sich ausbildend, zum Begattungsorgan (*Phallus*) wird, welches man im männlichen Geschlechte als *Penis*, im weiblichen als *Clitoris* bezeichnet. Dieses Gebilde erscheint entweder ohne Zusammenhang mit den Ausmündungen der Urogenitalöffnungen, oder es ist ein solcher Zusammenhang durch Lageveränderungen an den letzteren angebahnt. Obschon dieses einen späteren Zustand zu repräsentiren scheint, welchem der andere vorausgegangen sein möchte, bringen wir doch denselben zuvor zur Darstellung, da von ihm aus eine bessere Übersicht über jene mannigfaltigen Zustände zu gewinnen ist. Jene Einrichtungen bestehen bei den Schildkröten.

Hier wird die Mündung des Ureters und der Geschlechtscanäle nicht mehr in der Cloake, sondern in der stielartigen Verbindungsstrecke der Harnblase mit der

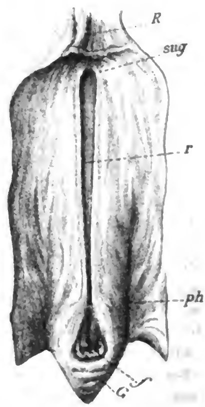
Cloake angetroffen. Jene Mündungen sind also auf ein Organ übergetreten, welches aus der Cloake sich gesondert hat, und befinden sich damit nicht auf fremdem Boden. Aber dieser Abschnitt des Urachus oder der Blase gewinnt durch jene Ausmündungen eine andere Bedeutung, er wird zu einem *Sinus urogenitalis*, einer von der Cloake gesonderten, aus dem Urachus entstandenen Räumlichkeit, die aber in jene einmündet. Die Mündung des Urogenitalsinus ist gegen die Cloake zu von einer Falte umzogen, unter welcher sich auch von vorn her eine dünne Falte vorschiebt, so dass die Communication mit der Cloake nicht so ganz einfach ist (Fig. 344). So finde ich es bei Testudo. Von der Mündung des Urogenitalsinus aus zieht sich nun eine scharf gesonderte, wenn auch anfangs ziemlich seichte Rinne an der ventralen Cloakenwand hin. Sie erhält von letzterer aus eine Grundlage durch

Fig. 344.



Harn- und Geschlechtsorgane einer Chelydra serpentina. *r* Nieren. *u* Harnleiter. *v* Blase. *t* Hoden. *e* Nebenhoden und Vas deferens. *ug* Öffnung des Urogenitalsinus in die Cloake. *cl* Cloake, von hinten geöffnet. *p* Phallus. *s* Phallusfurche. *re* Enddarm. *c c'* Blindsäcke der Cloake.

Fig. 345.



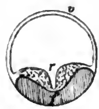
Vorderfläche der Cloake mit Phallus von Testudo mit dem Ende des Rectums. *R* Rectum. *sug* Sinus urogenitalis. *r* Rinne. *ph* Phallus. *f* Grube. *G* Eichel des Phallus.

das *Begattungsorgan* (Phallus), aus welchem sie ferner verläuft. Während der Anfangstheil dieses Gebildes als eine Sonderung der Cloakenwand erscheint, zeigt der weitere Verlauf das Organ in allmählich freierer Entfaltung, so dass sein auch im Volum bedeutenderes Ende frei von der Wand sich fortsetzt. Das Ende kann als Eichel bezeichnet werden, so unterscheiden wir diesen Abschnitt als Glans. Die Umgebung der Schleimhaut bildet eine, wenn auch nicht scharf abgegrenzte Tasche, aus welcher der Phallus sich bildet.

Ein *fibröser Körper* bildet die Grundlage des Organs und beginnt paarig, während er distal sich einheitlich gestaltet. Auf ihm setzt sich die erwähnte Rinne (Fig. 346 *r*) fort, deren Schleimhautauskleidung durch Schwellgewebe gebildet wird. In den als Eichel bezeichneten freien Abschnitt des Phallus senkt sich die Rinne tief ein, und hier ist auch das Schwellgewebe am bedeutendsten entfaltet.

Die *Crocodile* besitzen dasselbe Organ mit manchen Modificationen, indem die Rinne bedeutender vertieft und das freie Ende umfänglicher und zugleich mit Vorsprüngen ausgestattet sich darstellt. Allein bei dem Mangel einer Harnblase besteht auch kein Urogenitalsinus, und die Harn- und Geschlechtswege münden in der Cloake aus. Während bei den Schildkröten die Rinne des Phallus in den Urogenitalsinus sich fortsetzt, beginnt sie bei den Crocodilen in der Cloake, in beiden Fällen dient sie der Ausleitung des Sperma, als *Samenrinne*.

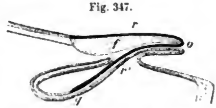
Fig. 346.



Querschnitt durch die Cloake einer Schildkröte (schematisirt). *f* fibröser Körper, auf welchem die von Schwellgewebe umgebene Samenrinne *r* verläuft. *v* Wand der Cloake. (Nach BOAS.)

Begattungsorgane sind bei den Vögeln nur in wenigen Abtheilungen vorhanden — bei den Ratiten und den Lamellirostres — und leiten sich von den bei Crocodilen und Schildkröten vorhandenen Einrichtungen ab. Von demselben Theile der Cloakenwand entspringt ein mit einer Samenrinne ausgestatteter Phallus, an dessen freiem Ende jedoch ein längerer Canal sich einstülpt. In diesen setzt sich eine Strecke weit das die Samenrinne überkleidende cavernöse Gewebe fort, welches an dem wahrscheinlich nur bis dahin ausgestülpten Schlauche die Fortsetzung der Samenrinne bildet, wie dies auch am eingestülpten Schlauche wahrnehmbar ist (Fig. 347 *r'*). Während bei Dromaeus und Rhea ziemlich übereinstimmende Verhältnisse bestehen, unterscheidet sich Rhea durch terminales Auseinanderweichen der beiden Hälften des Corpus fibrosum von Struthio, dessen Phallus dem der Reptilien sich ähnlicher zeigt, indem er des ausstülpbaren Blindschlauches entbehrt. Da aber von der Spitze aus längs des größten Theiles des Organs ein unpaarer cavernöser Körper seinen Verlauf nimmt und sich zwischen die getrennten Hälften des nur an seinem festgehefteten Theile einheitlichen Corpus fibrosum einsenkt, so kommt es hier zu einer mit den anderen Ratiten vergleichbaren Einrichtung. Wo bei diesen ventral der ausstülpbare Schlauch, findet sich bei Struthio ein Schwellgewebskörper, der vielleicht aus einer Reduction des ersteren übrig blieb.

Fig. 347.

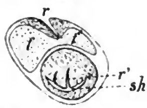


Schematischer Längsschnitt durch den Penis und die ventrale Cloakenwand von Rhea. Blindschlauch eingestülpt. Schleimhaut punktirt, nur die der Samenrinne schwarz. *f* Corpus fibrosum. *r* Samenrinne. *r'* deren Fortsetzung an der Wand des Blindschlauches. *g* Grenze beider Abschnitte des letzteren. *o* Öffnung des Blindschlauches an der Penisspitze. (Nach BOAS.)

Aus der Verlängerung des freien Theiles des Phallus entsprang wohl auch dessen mehr oder minder gewundene Form, die mit einem asymmetrischen Verhalten vornehmlich der beiden Hälften des Corpus fibrosum zusammenhängt.

Dieser Zustand besteht auch bei den *Lamellirostres*, deren viel kürzerer Phallus durch den Besitz eines ausstülpbaren Theiles an jenen von Dromaeus und Rhea sich anschließt. Bei den übrigen Carinaten ist das Organ verloren gegangen, und es bleibt zweifelhaft, ob ein bei manchen vorhandener warzenartiger Vorsprung an der Cloakenwand als letzter Rest jener Einrichtung gedeutet werden darf.

Fig. 318.



Querschnitt durch den freien Theil des Penis von Dromaeus mit eingestülptem Blindschlauch. r Samenrinne. f Corpus fibrosum, darunter der eingestülpte Blindschlauch mit cavernöser Wandung. Sein spaltförmiger Hohlraum sh zeigt an seiner oberen Wand die Samenrinne r'. (Nach Boas.)

In diesem bei den Sauropsiden zur Entfaltung gelangten Apparate stellt sich, den niederen Zuständen gegenüber, die höhere Ausbildung vornehmlich in der zur Überleitung des Sperma bestehenden Einrichtung dar. Durch den Besitz einer Samenrinne ist der Apparat nicht mehr nur einer Copula dienstbar. Er hat nähere functionelle Beziehungen zu den Ausführwegen des Sperma erlangt, die er nach außen hin vervollständigt, und dadurch tritt er auch in morphologische Verbindung mit den Geschlechtsorganen. An der Sonderung dieses Apparates ist auch die *Muskulatur* der Cloake betheiligt. Bei Schildkröten bestehen zwei sehr ansehnliche Mm. retractores phalli, während andere Muskulatur beim Vorstrecken betheiligt ist, und ähnlich ist auch bei den Ratiten die benachbarte Muskulatur in Sonderung anzutreffen.

Tannenberg, op. cit. J. Müller, Über zwei verschiedene Typen in dem Baue der erectilen männlichen Geschlechtsorgane der straußartigen Vögel. Abhandl. der K. preuß. Acad. 1838. Gadow, Remarks on the cloaca etc. Philos. transact. Vol. 188. 1887. Die Vergleichung mit den Reptilien hat durchgeführt Boas. Morph. Jahrb. Bd. XVII. S. 171. Wir sind ihm oben gefolgt.

Die Asymmetrie im Baue des Phallus der Vögel gründet sich allgemein auf eine Reduction des rechten Corpus fibrosum oder dessen rechter Hälfte, wo es einheitlich ist. Diese Reduction zeigt sich sowohl in dem geringeren Volum dieses Körpers als auch seiner relativen Kürze. In wie fern dieses Verhalten mit der Asymmetrie der weiblichen Geschlechtsorgane Hand in Hand geht, dergestalt, dass das männliche Organ durch seine Asymmetrie zum Eintritte in den nur linksseitig ausgebildeten Genitalgang geeignet wird, bleibt noch zu ermitteln.

Außer den Lamellirostres sind einzelne andere Familien mit jenem Apparate versehen, so die Penelopiden, einige Taucher.

Neue Verhältnisse bei den Säugethieren.

Beginn bei Monotremen.

§ 385.

Die unter den Reptilien bei Crocodilen und Schildkröten begonnenen Sonderungen von Fortsetzungen der Ausleitewege des Sperma in Organe, welche der Begattung dienen, leiten uns zu denen der Säugethiere. Hier treten uns bei den *Monotremen* eigenthümliche Einrichtungen entgegen, welche von den primi-

tiveren scheinbar weit entfernt sind. Der aus der Harnblase fortgesetzte Urogenitalcanal öffnet sich in die Cloake, während der Phallus außerhalb derselben seine Lage hat, in einer an der ventralen Cloakenwand befindlichen Tasche geborgen, welche sich gegen das Ende der Cloake zu öffnet. Beim Hervortreten des Penis aus der Tasche stülpt sich die Wand derselben mit aus und überzieht eine Strecke weit den Penis. Er besitzt bei Ornithorhynchus eine annähernd cylindrische Gestalt und läuft mit seinem freien Ende in zwei mit derben Epithelpapillen bedeckte Vorsprünge aus, deren gleichfalls einziehbares Ende drei bis vier Stacheln trägt. Ähnlich verhält es sich bei Echidna, nur ist jeder Endabschnitt wieder in zwei getheilt, so dass vier Lappen das freie Ende bilden und mit weichen Papillen bedeckt sind. Ein fibröser Körper bildet die Grundlage des Organs, und mit dieser ist der Schleimhautüberzug in lockerem Zusammenhang. In beiden Geschlechtern besteht Conformität des Phallus mit den bereits bei Reptilien vorhandenen Differenzen im Umfang. Als Penis besitzt das Organ noch besondere Einrichtungen, indem nahe vor der Ausmündung des Urogenitalcanals ein enger Canal sich von letzterem abzweigt, um den Penis zu durchsetzen, an dessen Glans er mehrfache Mündungen besitzt. Durch diesen Canal tritt während der Copula das Sperma, wobei mit dem Hervortritt des Penis aus seiner Tasche die Communication des Urogenitalcanals mit der Cloake durch eine andere Winkelstellung der Endstrecke des ersteren unterbrochen und dem Sperma der Weg durch den Penis vorgeschrieben wird. Die Schleimhautauskleidung der Samenrinne ist bei Ornithorhynchus wenig gefäßreich, bedeutender bei Echidna, deren Eichel sogar größtentheils von Schwellgewebe dargestellt wird.

In diesen Einrichtungen ergiebt sich in klarer Weise eine Weiterbildung der für die Schildkröten dargelegten Zustände. Die bei diesen nach der Glans penis zu bedeutend sich vertiefende Samenrinne ist hier zu einem Abschluss gelangt und hat sich da zu einem den Penis durchziehenden Canal umgewandelt, dessen Anfang die Communication mit der Cloake noch bewahrt hat. Der bei den Schildkröten wahrscheinlich nur temporär durch dichtes Aneinanderschließen der Rinnenränder gebildete Canal ist bei den Monotremen zu einer definitiven Einrichtung geworden. Durch die bestehen bleibende Verbindung des Urogenitalcanals nimmt der Harn seinen Abfluss in die Cloake, wie er auch bei den Schildkröten diesen Weg einschlägt. Dadurch bleibt der Samenrinne dieselbe exclusive Bedeutung, welche dem Samencanal der *Monotremen* zukommt. Auch das Verhalten der Glans selbst lässt die Übereinstimmung wahrnehmen. Die lateralen Ausbuchtungen des tiefen Endes der Samenrinne der Schildkröten sind die ersten Zustände der terminalen Bifurcation des Samencanals in der Glans penis der Monotremen. Endlich besteht auch für die Penistasche der letzteren bereits die Vorstufe.

Die Action des Penis wird durch Muskulatur geleitet, welche aus jener der Cloake gesondert ist. Der bis in seine Tasche zusammengekrümmte Penis wird vom Sphincter cloacae hervorgestreckt, während ein jederseits von der inneren Sphincterschicht abgeleitetes Bündel mit dem anderen einen Längsmuskel darstellt, der als Levator auf der oberen Penisfläche verläuft, und ein anderer, von Caudal-

wirbeln entspringender Muskel, an der Wurzel des Penis inserirend, einen Retractor repräsentirt (Ornithorhynchus, OWEN).

Der Anschluss der Schlangen und Eidechsen bei Vergleichung mit den in die höheren Abtheilungen sich fortsetzenden Einrichtungen ist zwar vorerst noch unsicher, es darf aber dabei die Möglichkeit nicht übersehen werden, dass jene Organe doch in dieselbe Reihe gehören. Da sie paarige, ursprünglich mehr als später lateral gelagerte Organe vorstellen, in denen *Schwellgewebe* zur Entfaltung kommt, ist es nicht unwahrscheinlich, dass solches den Ausgangspunkt vorstellt und an der ventralen Entfaltung bei der Entstehung der Glans des Phallus der Schildkröten und Crocodile Verwendung fand, indem es bei der Entstehung des fibrösen Körpers mit diesem in Verbindung trat, während andererseits mit der mehr dorsalen Lage die einstülpbaren Organe der Eidechsen und Schlangen daraus hervorgingen.

Der den Abschluss des Samencanals von der Cloake bewirkende Mechanismus beruht darauf, dass die Verbindungsstrecke des Urogenitalcanals bei der Cloake beim Hervortreten des Penis gleichfalls distal ausgezogen wird. Der Verbindungscanal hat dann seine Richtung geändert, indem seine Cloakenmündung proximal sieht. Bei rückgezogenem Penis kommt die entgegengesetzte Stellung zu Stande, und jenes Verbindungsstück liegt wieder in der Fortsetzung des Urogenitalcanals, seine cloacale Mündung in distaler Richtung.

Für das weibliche Geschlecht bestehen entsprechende Verhältnisse mit Modificationen, welche wir hier übergehen.

Fernere Sonderungen an den Ausführwegen.

§ 386.

Mit der vollständigen Trennung der Urogenitalwege vom Raume der Cloake ist bei den übrigen Säugethieren der Beginn einer selbständigeren Ausbildung auch der Begattungsorgane gegeben. *Die noch bei den Monotremen bestehende vordere Ausmündung des Urogenitalsinus in die Cloake ist geschlossen, und jener Canal setzt sich nunmehr ausschließlich in den »Samencanal« fort, welcher dadurch sowohl Harn- als Geschlechtsweg wird.* Nur an der äußeren Mündung erhalten sich in den niederen Abtheilungen, allgemein bei Beutelthieren, häufig auch noch bei Nagern und Insectivoren, Reste des primitiven Zusammenhanges in dem Bestehen einer, wenn auch nur noch seichten Cloakenbildung, oder in dem unmittelbaren Anschlusse der Urogenitalöffnung an den dahinter liegenden After. Diese Lage erhält sich oft noch im weiblichen Geschlecht, während sie im männlichen vollständig verschwunden ist.

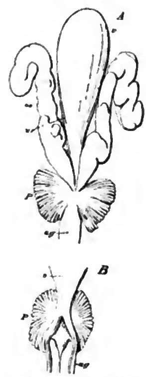
Indem wir die besonderen Einrichtungen zunächst im männlichen Geschlecht etwas näher ins Auge fassen, trennen wir den neu entstandenen Harn-Samenweg in seine beiden Abschnitte, von denen der erstere durch den eigentlichen Urogenitalcanal, der letztere durch den Penis gebildet wird. Aber die erste Strecke ist in ihrer Länge nicht mehr gleichartig und darf wieder nach ihren Besonderheiten in zwei Abtheilungen getrennt werden.

1. Der erste, schon bei Monotremen ziemlich lange Abschnitt erweist sich auch bei vielen Beutelthieren von bedeutender Länge, so dass er, die Symphyse

überragend, mehr oder minder weit in die Bauchhöhle sich nach vorn erstreckt und dadurch auch die Lage der Harnblase beeinflusst (vergl. Fig. 349). In dieser Ausdehnung begegnen wir jenem Abschnitte auch noch hin und wieder in den höheren Abtheilungen bei manchen Nagern (Dasyprocta etc.), Insectivoren (z. B. Rhynchocyon), selbst noch bei Affen (Cynocephalus babuin), während eine allmähliche Verkürzung in verschiedenen Stufen innerhalb der einzelnen Abtheilungen zur Erscheinung kommt.

Von der Wandung dieser Canalstrecke gehen Sonderungen aus, die theils die Schleimhaut, theils die Umgebung derselben betreffen. Die Schleimhaut bildet an der Einmündung der Vasa deferentia (resp. der Ductus ejaculatorii) sehr allgemein eine in eine Längsfalte fortgesetzte Erhebung (*Colliculus seminalis*), zu deren beiden Seiten bei Beutelthieren und Nagern taschenförmige, proximal gerichtete Ausbuchtungen bestehen. In der Umgebung dieser Region bilden die Drüsen der Schleimhaut eine oft sehr mächtige Masse, die *Prostata*, welche in mannigfaltigster Ausbildung dieser Strecke ein besonderes Gepräge verleihen. Bei Beutelthieren bildet sie eine compacte, bald die ganze Strecke umgebende, bald nur mehr partiell und zwar ventral ausgebildete Schicht (z. B. bei Perameles und Phascolarctus, wo sie als ein mehr plattes, aus radiären Schläuchen zusammengesetztes Organ erscheint), während bei anderen die drüsige Strecke in einer großen Ausdehnung vorhanden, von der folgenden minder deutlich abgesetzt, nur durch bedeutendere Dicke sich kennzeichnet (Poephaga, Beutler, Phalangista, Didelphys). Mehr auf den Anfang dieses Abschnittes ist sie bei Phascolarctus beschränkt. In dieser Ringform, bald mehr seitlich, bald mehr in dorsaler Richtung prominirend, besteht das Organ bei manchen Insectivoren (bei Talpa eine erweiterte Stelle des Urogenitalcanals umgebend, LEYDIG), bei Chiropteren und Carnivoren, welch' letztere die Prostata als ein in der Regel mit zwei größeren seitlichen, nach hinten gerichteten Vorsprüngen versehenes Organ erkennen lassen. Ähnlich tritt es auch bei den Primaten auf. In allen diesen Formen sind es bald einfache, bald mehrfach verästelte Drüsenschläuche (Fig. 349 *p*), welche das Organ durchsetzen und mit glatter Muskulatur umschlossen sind. Die letztere kann hin und wieder auch eine compactere Schicht vorstellen, ist aber immer aus der Muskulatur des Urogenitalcanals hervorgegangen, *so dass das ganze Organ als eine durch die Ausbildung der Drüsen modificirte Strecke (Pars prostatica) des Urogenitalcanals aufzufassen ist.* Eine Sonderung des Organs in mehrere hinter einander gelegene, auch in der feineren Structur verschiedene Theile ist nicht selten. Bei einer voluminöseren Entwicklung der einzelnen Drüsen treten diese selbständiger nach

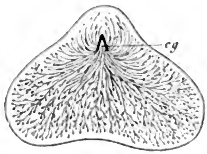
Fig. 349.



Urogenitalsystem von Myopotamus coipus. *A* von hinten, *B* von vorn geöffnet, Canal geöffnet. *v* Harnblase. *vs* Samenbläschen. *p* Prostata. *ur* Ureter. *ug* Urogenitalcanal.

außen hervor und erscheinen schließlich wie Anhänge. Solche Befunde bieten sich unter den Ungulaten beim Pferde dar, wo die Drüsenbläschengruppe der Prostata jederseits höckerförmige Hervorragungen bildet. Freier entfaltet treffen wir die Drüsen bei manchen Insectivoren, bei denen sie mehrere, auch in ihrem Bau verschiedene Paare vorstellen, welche zu bedeutendem Umfang sich ausbilden (z. B. Erinaceus). Endlich treten sie in solchem Zustande als Büschel verzweigter Blinddärme auch bei den Nagern auf, meist zu Paaren unterscheidbar (zwei Paare bei Dasyprocta, drei bei Murinen). Obwohl selbständiger gesondert, bewahren diese Drüsen doch ihre enge Zugehörigkeit zur Wand des Urogenitalcanals, indem sich die Muscularis des letzteren als ein dünner Überzug allgemein auf sie fortgesetzt hat.

Fig. 350.



Querschnitt durch die Pars prostatica des Urogenitalcanals von Cynocephalus babuin. *cg* Colliculus seminalis. (2/1.)

Wie groß die Mannigfaltigkeit der Prostatadrüsen ist, geht aus der oft bedeutenden Verschiedenheit derselben selbst innerhalb engerer Abtheilungen hervor. Unter den *Carnivoren* bilden sie bei Hyaena crocuta keinerlei Vorragung (WATSON), finden sich also wohl noch im Zustande der Indifferenz. Sehr schwach als Ringwulst ist die Prostata bei Pinnipediern (Otaria, MURIE) dargestellt. Einen vollkommenen Ring bildet die Prostata der letzteren (Delphinus, LEYDIG). Unter den *Affen* stellt die Prostata bei Mycetes eine einfache, nicht sehr dicke Platte vor; zwei Paare hinter einander gelagerter, aber den Urogenitalcanal nicht völlig umgreifender Vorsprünge bildet sie bei Cercopithecus faunus, und auch bei Cynocephalus hamadryas bestehen zwei, auch in der Structur differente Partien (LEYDIG). Einheitlich finde ich die Prostata dagegen bei C. babuin. Auch bei Dasypus ist sie ein einheitlicher Abschnitt, der nach hinten am bedeutendsten vorspringt. Durch die Verbreitung des Drüsenapparates über den ganzen hier in Betracht kommenden Urogenitalcanal stellt sich Sus auf eine niedere Stufe, doch besitzt der der Blase benachbarte Theil die Drüsen in bedeutenderem Volum, dergestalt, dass sie hier die Muskelschicht durchbrechen und in vier Lappen gruppirt sind (LEYDIG). An der gleichen Stelle findet sich beim Rind eine mit Muskulatur überkleidete, dünne Drüsenschicht in Halbringform.

Bei Lepus ist der der Prostata entsprechende Drüsenapparat der Hinterwand des früher als Uterus masculinus gedeuteten Organs angeschlossen (Fig. 340 *c*) und besteht aus zwei, schon durch Färbung auffallende Drüsengruppen. Differenzen im Baue kommen auch hier zum Ausdruck.

Abgesehen von der mehr oder minder compacten Beschaffenheit des die Prostata darstellenden Organs findet sich in der Structur der Drüsen eine bemerkenswerthe Differenz. Die eine Form, und zwar die verbreitetste, wird durch cylindrische Schläuche dargestellt, einfach oder verästelt, terminal höchstens mit kleinen Erweiterungen versehen. Die andere Form bietet weitere Binnenräume, aus welchen der Ausführgang sich fortsetzt und in welche die eigentlichen »Drüsenbläschen« einmünden. Diese Structur erinnert an den Bau der sogenannten Samenbläschen und ist nur in beschränktem Vorkommen beobachtet (Pferd, Delphin). Ob hier homologe Bildungen vorliegen ist, zweifelhaft, so lange der Nachweis des Übergangs der einen Form in die andere nicht erbracht ist. Ausführliches über diese Drüsen bei LEYDIG, Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. II. Auch E. H. WEBER, l. c.

2. Ein zweiter Abschnitt des Urogenitalcanals gründet seine Unterscheidung auf die durch das Fehlen der Prostatadrüsen bedingte geringere Stärke der Wandung. Daher stellt dieser Abschnitt die beim Menschen als Pars membranacea unterschiedene Strecke vor. Bei manchen Beutelthieren (Didelphys, Macropus) setzt sie sich ganz continuirlich aus der vorhergehenden fort, es besteht zwischen beiden keine scharfe Grenze, die ja erst durch die Volumentfaltung der Pars prostatica erzeugt wird. In der Längsausdehnung walten die bereits für den ganzen Canal bemerkten Verschiedenheiten. *Die Nähe gegen den Beckenausgang hat diesen Abschnitt eine Überkleidung von quergestreifter Muskulatur gewinnen lassen, welche in der Regel bis zur Pars prostatica reicht.* Bei den Beutelthieren erstreckt sie sich sogar noch über den Anfang des Urogenitalcanals und bildet eine continuirliche Schicht. Daraus ersieht man, dass die bedeutende Länge des Urogenitalcanals einen erworbenen Zustand vorstellt. Das Ende des Canals entspricht dem Beckenausgang und setzt sich hier in den Penis fort, nachdem nochmals ein Drüsenapparat aus der Schleimhaut hervorging, den wir mit dem Penis selbst betrachten.

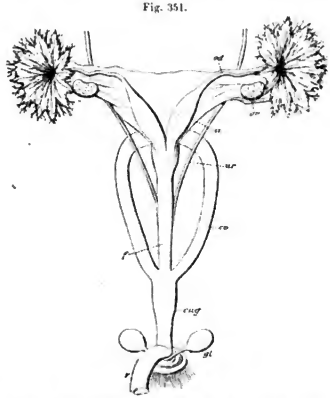
Die Trennung des Canalis urogenitalis sammt dessen Fortsetzung in den Samencanal von der Cloake, ein bei Reptilien beginnender, bei Monotremen theilweise vollzogener Process, wiederholt sich bei den höheren Säugethieren ontogenetisch nicht ganz in einer mit der Phylogenese sich deckenden Weise, wie denn auch die Angaben über die Ontogenese keineswegs in Übereinstimmung sich befinden. Die Angabe RATHKE's (Abhandl. zur Bildungs- und Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. S. 57), dass die Cloake den Ausgangspunkt darstelle, bestreitet MIHALKOVICS (Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems der Amnioten II, l. c.), und wieder von anderer Seite bestehen andere Angaben (RETTERER, Arch. de l'anat. et de la Physiologie Année 26). Dass hier *cänogenetische Vorgänge* den phylogenetischen Weg verdunkelt haben, dürfte nicht zu bestreiten sein. Man erblickt aber doch auch in jenen Darstellungen die Spuren der Phylogenese: Es besteht auch bei Säugethieren ein Reptilien-Stadium, indem der Urogenitalcanal in die Cloake mündet, und auch ein Monotremenzustand ist zu erkennen, indem von der Seitenwand der Cloake her zwei Falten in mediane Verbindung treten, welche dann über sich den Urogenitalcanal mit dem jetzt zum Enddarm gezogenen Cloakenraume communiciren lassen, während unterhalb dieser Scheidewand die Öffnung des Enddarmes liegt. Durch die Verbindung der aus jenen Falten entstandenen Scheidewand mit der zwischen Urogenitalcanal und Enddarm vorhandenen kommt der Abschluss zu Stande, welcher die über den Monotremen stehenden Säugethiere auszeichnet. (Vergl. hierüber vorzügl. MIHALKOVICS, l. c.) Was aber dort in einzelnen Zuständen ausgebildet besteht, ist in der Ontogenese auch hier zusammengedrängt, so dass der Vorgang in einem ganz anderen Bilde sich darstellt.

Für den weiblichen Apparat besteht für die Ausführwege bei den *Beutelthieren* eine bedeutendere Scheidung als beim männlichen Geschlecht, indem die bereits oben (S. 513) dargestellten Scheidencanäle (Fig. 335 *cv*) die Uterusmündungen (*ou*) in eine weitere Entfernung vom Beginn des gemeinsamen Urogenitalcanals verlegen, der hier unmittelbar vor dem Enddarm (*r*) in die Cloake mündet. Der Urogenitalcanal ist noch von bedeutender Länge, wenigstens äußerlich, aber in seinem Inneren ist bereits ein Theil der Scheidung vollzogen, wie dies in

Fig. 351 dargestellt ist. Hier kommt die Lage der Harnblase (*u*) mit den Mündungen der Ureteren (*ur*) in Betracht, durch welche Lage die ventrale Wand des Urogenitalcanals von jenen Öffnungen beansprucht wird.

Die Urethralmündung läuft im Urogenitalcanal in eine Rinne aus, welche bis zur Cloake in abnehmender Tiefe sich erstreckt und seitlich von flacheren Rinnen, die am Ende des Scheidencanals beginnen, begrenzt wird. Dadurch erfährt der Urogenitalcanal auch bei sonst noch bestehender Einheit schon eine Trennung, welche wohl von der Function den Ausgang nimmt. Die mehr oder minder gemeinsam bleibende äußere Urogenitalmündung ist in der Nachbarschaft des Afters zu einer Cloake vereinigt, und solche Zustände kommen auch noch bei *Monodelphen* vor, wie bei diesen überhaupt der äußere weibliche Apparat sich weniger als der männliche vom niederen Verhalten entfernt.

Fig. 351.



Weiblicher Geschlechtsapparat eines Beutelthieres, dorsal. *ov* Ovarien. *od* Oviduct. *u* Uterus. *ur* Ureter. *cv* Canalis vaginalis. *f* Blindsack desselben. *cug* Urogenitalcanal. *r* Enddarm. *gl* Drüsen.

In der Ausbildung der weiblichen Organe ist also die *Differenzirung* wieder das Wesentliche der Erscheinung für die Ausführwege. Wir sehen ihre Stufen bei den Marsupialiern, während bei Monodelphen der zusammengezogene Zustand herrscht. Die *äußeren Organe* stimmen in beiden Geschlechtern zwar im Wesentlichen überein, aber bei den Männchen erfolgt *eine bedeutende Ausbildung mannigfacher, hier nicht zu berücksichtigender Verschiedenheiten* in den einzelnen Ordnungen, während bei den Weibchen entsprechende einfachere Zustände bestehen.

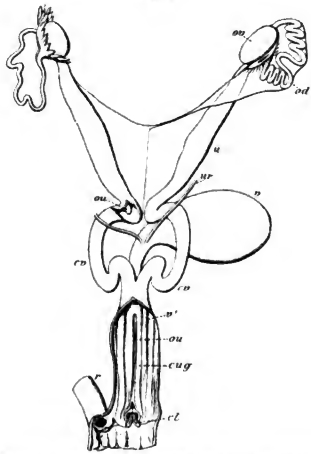
Neuer Erwerb zur Vervollkommnung der äufseren Organe und Abschluss der Ausbildung derselben.

§ 387.

Der bei den Monotremen im Samencanal bestehende Weg verleiht nach seinem völligen Abschluss von der Cloake dem *Penis* eine einheitlichere Bildung, und dieser gestaltet sich zu einem auch die Umgebung immer mehr in seine Dienste ziehenden Organ. Sehr bemerkenswerth ist das weitere Hervortreten desselben,

welches dadurch immer mehr der Cloake entzogen wird und dieselbe schließlich der Ausmündung des Enddarmes überlässt. Diese Lageveränderung weist dann dem Penis seinen Platz *außerhalb des Beckens an*, so dass die Endstrecke des Urogenitalcanals dann am hinteren Rande der Schamfuge sich findet. Von den ererbten Einrichtungen kommt dem *fibrösen Körper* eine besondere Bedeutung zu, denn er bildet die Grundlage des Penis, dessen Länge er zu begleiten pflegt. Die proximale Duplicität des Organs kommt zur weiteren Entfaltung und erhält auch im Inneren einen Ausdruck, nachdem daselbst reichere Blutgefäße auftraten und allmählich cavernöses Gewebe hervorbildeten. Durch dieses wird das Corpus fibrosum in einen *Schwellkörper* (*Corpus cavernosum*) umgewandelt, in dessen derber fibröser Hülle der ursprüngliche Zustand sich forterhält. Die scheinbare Duplicität, wie sie durch die proximale Spaltung dargestellt wird (Fig. 352 *cv*), hat durch das in jeder Hälfte des Organs zwar separat sich ausbildende cavernöse Gewebe eine Verstärkung erfahren; durch die oft sehr vollständige Communication der beiderseitigen Räume ist jedoch das primitive Verhalten noch ausgesprochen.

Fig. 352.



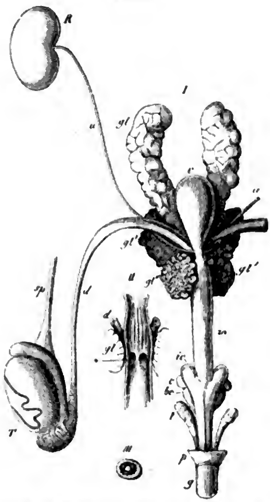
Weiblicher Geschlechtsapparat eines Beutelthieres (Hypsiprimnus), der Urogenitalcanal ventral geöffnet. *r'* laterale Rinne. *or* Mündung der Urethra in eine mediane Rinne. *cl* Beginn der Cloake. *ou* Uterusmündung. *cc* Canalis vaginalis. *ou* Orificium uteri. *cug* Canalis urogenitalis. Andere Bezeichnungen wie in voriger Figur.

Auch das in der Schleimhaut des Urogenitalcanals entfaltete *Schwellgewebe* formt sich mit dem Abschluss der Rinne zu einem Canal in ein besonderes Schwellorgan um, welches als Corpus cavernosum des Urogenitalcanals von dem Corpus cavernosum penis unterschieden wird. Ersteres wollen wir als *Corpus spongiosum*, letzteres dagegen auch ferner *Corpus fibrosum* heißen, da es die ihm ursprünglich zukommende derbere Beschaffenheit nie ganz verliert. Eine Duplicität besteht auch im C. spongiosum am Anfang in jenen balkenartigen Anschwellungen, die schon bei Marsupialiern allgemein, aber auch in anderen Abtheilungen vorkommen. Diese verschiedenen Schwellkörper erhalten ihre besondere Bedeutung bei der Function des Penis als Begattungsorgan, und daran knüpft sich die Sonderung des proximalen Abschnittes zu einem *Bulbus*, welcher von größerem

Umfange erscheint als dieser und dadurch im Stande ist, je ein bei der Erection des Organs zur Verwendung kommendes Blutquantum zu bergen.

Wenn auch allmählich eine Trennung des Phallus von der Cloake eintritt, so bleibt dieselbe doch innerhalb der Muskulatur der Cloake, wie solche vornehmlich durch den *Sphincter cloacae* repräsentirt wird. Von diesem sind Portionen bereits dem Urogenitalcanal zugetheilt worden, andere treten in Verbindung mit dem Penis, vorzüglich mit den Schwellkörpern desselben, auf deren Bulbus sie sich ausbreiten und in verschiedener Art an der Schwellung des Organs sich betheiligen. Schon bei den Beutelthieren ist diese Muskulatur sehr complicirt. Durch den Gewinn von Ursprüngen am Becken wird ihre Wirkung erhöht. Die jeden Bulbus des fibrösen Körpers umfassende Muskulatur zeigt bereits da, wo der Bulbus noch frei ist, jene Befestigung (Halmaturus) und darf vielleicht als die Ursache gelten für die bei den meisten übrigen Beutelthieren zu Stande gekommene Befestigung zweier Bulbi am Sitzbein, wodurch dem Penis eine feste Stütze geboten wird. Diese Einrichtung wird für die monodelphen Säugethiere dauernder Besitz. An dem durch das Corpus fibrosum gebildeten Schaft des Penis nimmt der Urogenitalcanal seinen Weg zum freien Ende, welches in außerordentlicher Mannigfaltigkeit sich darstellt. Dieses die Glans penis darstellende Ende ist im Allgemeinen von einer Fortsetzung der Wand des Urogenitalcanals gebildet und bietet noch manche Anklänge an niedere Zustände. Bei manchen Beutelthieren ist es getheilt und läuft in zwei Spitzen aus. In jede tritt ein Zweig des eine Strecke weit gleichfalls getheilten Urogenitalcanals (Perameles lagotis), oder jede Hälfte besitzt an der medialen Fläche eine Rinne, auf welche die Mündung des Urogenitalcanals sich fortsetzt (Didelphys, Phascolarctus). Daran schließen die Formen mit einfacher Öffnung, wie eine solche bereits unter den Beutelthieren (Halmaturus), allgemein bei den Placentaliern unter großer Variation der Eichelform besteht.

Fig. 353.



I Harn- und Geschlechtsorgane von Cricetus vulgaris. *R* Niere. *u* Ureter. *v* Harnblase. *T* Hoden. *sp* Vasa spermatica. *d* Vas deferens. *gl* Samenbläschen. *gl'*, *gl''* Prostatadrüsen. *m* muskulöser Theil des Sinus urogenitalis. *ic* Corpus cavernosum penis. *bc* Corp. cav. urethrae. *c* Cowper'sche Drüsen. *t* Tyson'sche Drüsen. *p* Präputium. *g* Glans penis. *II* Blasenhals und Anfang des Sinus urogenitalis von vorn geöffnet. * Mündung des Ductus ejaculatorius. *III* Glans penis von vorn gesehen.

Ein Drüsenapparat findet sich am Anfange des Penis und allgemein in der Nähe der Bulbi des Corpus spongiosum, bei Beutelthieren aus 2, 3, ja sogar 4 ansehnlichen Drüsenpaaren dargestellt. Diese *Cowper'schen Drüsen* vereinigen jederseits ihre Ausführgänge zu einem in den Urogenitalcanal mündenden Canal, erweisen sich aber hier als Sonderungen einer einzigen Drüse, wie sich eine solche denn auch jederseits bei den Monodelphen, jedoch meist von viel geringerem Umfange darstellt. Es ergiebt sich damit eine Reduction in der aufsteigenden Reihe, bis die Drüsen gänzlich vermisst werden (Canis, Cetaceen). Ein Überzug von quergestreifter Muskulatur, die nicht selten ihre Zugehörigkeit zu der übrigen Muskulatur des äußeren Geschlechtsapparates deutlich zu erkennen giebt, bildet eine ziemlich regelmäßige Zuthat jener Drüsen.

Die bereits bei den Monotremen vorhandene Penistasche birgt auch bei den höheren Säugern das durch die Glans gebildete freie Ende des Penis, über dessen Schaft sie sich, bei dessen Hervortreten aus der Tasche, mit ausstülpt. Die Mündung der Penistasche ist bei den Beutelthieren noch innerhalb der Cloakenmündung (Fig. 354) und behält auch bei manchen Nagern und Insectivoren eine dem After genäherte Lage (Dasyprocta, Lepus). Doch beginnt die Mündung der Penisscheide bereits bei manchen Nagern sich vom After zu entfernen, indem sie ventral nach vorn rückt (Coelogenys). Daran reihen sich jene Befunde, wo die Penistasche bald zwischen den Cloacae inguinales, bald vor denselben und damit auch fast vor dem Scrotum vorsteht (Affen) oder sich weiter von der Leibeswand abhebt, indem der Penis mit Integumentbekleidung herabhängt (Mensch). Andererseits rückt die Penistasche vor die Schamfuge, und der Penis wird von der Bauchhaut umschlossen (manche Carnivoren, z. B. Canis), und endlich kann sogar ein Theil der Penistasche (deren dorsale Wand) bei weit nach vorn gelagerter Mündung ganz in die Bauchhaut aufgenommen sein (Ungulaten). Die größere Entfernung der Mündung der Penisscheide vom After ist ohne bedeutenden Einfluss auf die Länge des Penis, da der letztere noch bei der Ausmündung jener Scheide in die Cloake mit seinem Schafte in Krümmungen gelegt ist. Solche kommen allgemein bei Beutelthieren vor, sind auch bei den Nagern (vorzüglich Murinen und Subungulaten) verbreitet. Auch bei Ungulaten zeigt sich der Ruthenschaft in mehr oder minder ausgesprochener S-förmiger Krümmung.

Fig. 354.



Gespaltener Penis von Didelphys philander. *a*, *b* die beiden Hälften der Eichel. *s* Furche auf der Innenfläche derselben. *p* Afteröffnung. *x* behaarte Umgebung des dicht hinter der Vorhautöffnung gelegenen Afters. (Nach OTTO.)

Von der Penisscheide geht die Sonderung von Drüsen aus, welche bei vielen Säugethieren zu bedeutender Ausbildung gelangen. Diesen *Tyson'schen* oder *Vorhautdrüsen* begegnen wir besonders bei Nagern, wo sie zuweilen zu einem bedeutenden Umfang sich entfalten. Es sind Modificationen von Talgdrüsen des Integumentes, welche in geringerer Ausbildung auch anderen Abtheilungen zukommen. Verschieden hiervon sind *taschenartige Ausbuchtungen* der Vorhaut, die oft einen drüsenartigen Charakter besitzen. In allen diesen Organen zeigt sich eine

Ausbreitung mit dem Geschlechtsleben in Zusammenhang stehender Verrichtungen in der Umgebung der Mündung der Geschlechtsorgane, deren Leistung dadurch auf verschiedene Weise direct oder indirect sich erhöht.

Nächst der Befestigung des Corpus fibrosum an das Becken bilden die cavernöse innere Gestaltung desselben und die Umgebung der Bulbi mit Muskulatur die der Ausbildung der Ruthe am meisten dienenden Momente. Das Corpus spongiosum, als das am spätesten sich entfaltende, scheint seine Ausbildung durch den doppelten Bulbus und dessen Muskulatur zu gewinnen. In diesen Theilen zeigt sich bei Beutelthieren am ehesten die Sonderung, während im weiteren Verlauf der Ruthe nur das Corpus fibrosum besteht (Halmaturus). In der fortschreitenden Ausbildung der Ruthe liegt auch die Ossification gewisser Abschnitte im Corpus fibrosum, woraus der mehr oder minder umfängliche *Penisknochen*, das *Os priapi*, hervorgeht; *dadurch erhöht sich die Leistung des Organs.* Solche meist in die Eichel sich erstreckende oder ihr ausschließlich zugetheilte Verknöcherungen sind bei Nagern, den meisten Carnivoren, Pinnipediern und Cetaceen, auch bei Chiropteren und Quadrumanen beobachtet und bieten sowohl nach Form und Umfang, wie auch nach der Örtlichkeit ihres Auftretens außerordentlich mannigfache Befunde.

Sehr groß ist dieser Knochen bei Meles, auch bei Canis, unten resp. hinten mit einer Rinne versehen. Klein ist er bei den Katzen, vorn hakenförmig gestaltet bei Mustelinen (Fig. 355). Bei Sciurus ist er vorn verbreitert. Unter den Quadrumanen scheint er dem Orang zu fehlen, indess er bei manchen anderen sehr ansehnlich ist.

Der die *Eichel* bildende terminale Theil des Penis ist in seinem Aufbau wie in der Form überaus mannigfaltig. Das Corpus spongiosum besitzt an der Zusammensetzung des Organs verschiedenen Antheil. Sehr gering ist dieser bei den Ungulaten, da das Schwellgewebe des Urogenitalcanals hier mit einer dünnen Schicht ausläuft. Häufig kommen in der Bedeckung Horngebilde vor, deren Entstehung aus der *Betheiligung des Ectoderms* an der Cloakenbildung, und zwar an jenem Abschnitte, aus welchem die Eichel hervorgeht, verständlich wird. Bei Cavia trägt letztere neben zwei gebogenen Haken noch dicke Schuppen, mit Haaren ist sie bei Cricetus besetzt, mit derben Warzen bei Castor, drei lange weiche Papillen finden sich bei Dipus. Unter den Insectivoren ist eine hornartige Bedeckung gleichfalls nicht selten (Erinaceus, Sorex). Sehr lang, keulenförmig mit proximaler Anschwellung ist sie bei Canis, ähnlich auch bei Ursus; rückwärts gerichtete Stacheln besetzen die Eichel von Felis. Solche finden sich auch bei manchen Affen, deren Eichel oft pilzförmig gestaltet ist. Doch giebt es von dieser Form wieder zahlreiche Modificationen.

Fig. 355.



Penisknochen von Mustela martes.

Andere Modificationen ergeben sich bei den *Ungulaten*, bei denen die *Wiederkäuer* eine eigenthümliche Sonderung aufweisen. Die Mündung des Urogenitalcanals findet sich auf einem von dem freien Ende der Glans penis getrennten Vorsprunge (Bos), der sich papillenartig erheben kann (Cervus). Diese Papille erreicht bei vielen Wiederkäuern eine bedeutende Länge und rückt dabei, meist in asymmetrischem Verhalten, von dem Eichelende basalwärts (Camelopardalis, Addax, Moschus), kann sogar am Anfange eine hakenförmige Krümmung bilden (Capra, Cephalophus, Gazella).

GARROD, Proceedings of Zoolog. Soc. 1877.

Obwohl die *Cowper'schen Drüsen* (Fig. 353 *c*) typische Anhangsgebilde des Urogenitalcanals der Säugethiere vorstellen, sind sie doch in einzelnen Fällen verschwunden. So werden sie z. B. bei vielen Hirschen vermisst (auch bei C. elaphus).

Bei der Sonderung dieser Drüsen in mehrere discrete Abschnitte, wie bei den Beutelthieren, besitzen einzelne Paare der Drüsen wohl einen etwas differenten Bau von den anderen. Im Ganzen jedoch herrscht in der Structur dieser Drüsen unter den Säugethieren eine bemerkenswerthe Übereinstimmung.

Von den *Vorhautdrüsen* haben wir die taschenförmigen Aussackungen des Praeputiums unterschieden, welche in verschiedenen Abtheilungen bestehen, so die Bibergeilsäcke von Castor; auch ähnliche Bildungen bei Mustelinen gehören hierher (LEYDIG). Eine jederseits von der Vorhaut ausgehende faltige Tasche ist beim Schwein als Nabelbeutel bekannt; ähnlicher Art ist auch der »Moschusbeutel« von Tragulus, insofern er an der Vorhaut ausmündet.

Über die männlichen Organe der Säugethiere s. außer den Monographien vorzüglich LEYDIG, dessen Angaben die genauesten sind. Für Phascolarctus cinereus A. H. YOUNG, Journal of Anat. and Phys. Vol. XIII. SCHNEIDEMÜHL, Vergl.-anat. Unters. über den f. Bau der COWPER'schen Drüse. Hannover 1883.

Beim *weiblichen Geschlechte* sind den anderen functionellen Verhältnissen gemäß etwas andere Einrichtungen ausgebildet. Der *Urogenitalsinus* bildet die Fortsetzung der Scheide, von der er durch eine den Hymen vorstellende Schleimhautfalte nur selten deutlich abgegrenzt wird, während die Harnblase mit einer als eigentliche Harnröhre (*Urethra*) unterschiedenen Fortsetzung in ihn mündet. Durch seine Länge ist der Urogenitalsinus in den niederen Abtheilungen der Säugethiere ausgezeichnet, so bei den Beutelthieren und manchen Nagern (Leporiden), bei welch letzteren er fast der Scheide an Länge gleichkommen kann. Kürzer ist er bei Carnivoren und Ungulaten. Auch bei Prosimiern ist er noch deutlich unterscheidbar, während die geringe Tiefe bei den Primaten ihn in der Regel nur einen Vorraum, den Scheidenvorhof (Vestibulum vaginae) bilden lässt. Wie schon bei den Reptilien und den Monotremen sind bei den höheren Säugethieren *die beim männlichen Geschlecht zur Ausbildung gelangenden Copulationsorgane auch im weiblichen angelegt und zwar jeweils in einer jener des männlichen Geschlechtes entsprechenden, nur an Umfang geringeren Form.* Die Sonderung von der Cloake ist in den niederen Abtheilungen gleichfalls wenig ausgeprägt und erreicht auch in den höheren in der Regel keinen hohen Grad, indem die Mündung des Urogenitalsinus dem After benachbart bleibt. Dasselbe zu einem Schwellorgan umgebildete Corpus fibrosum, das dort dem Schaft der Ruthe zu Grunde lag, bildet hier die *Clitoris*, während das Corpus spongiosum durch Schwellgewebe vornehmlich zur Seite des Vestibulum vaginae vertreten wird. Es entspricht in der Form der *Bulbi vestibuli* dem paarigen Bulbus des männlichen Apparates, und indem von jenen Bulbi aus venöse Geflechte zur Überkleidung der Clitoris sich fortsetzen, wird der Urogenitalsinus von Schwellgewebe wie beim männlichen Geschlecht umzogen. Auch die COWPER'schen Drüsen sind vertreten, indem eine jenen in der Structur völlig entsprechende Drüse jederseits in den Scheidenvorhof ausmündet (DUVERNOY'sche Drüsen), beim Menschen BARTHOLIN'sche Drüsen benannt. Allgemein besteht eine bedeutende Entfaltung der Clitoris in früheren ontogenetischen Stadien, in welchen das Organ aus der noch vorhandenen Cloake hervorragt. Von ziemlichem Umfange ist die Clitoris auch im ausgebildeten Zustande bei vielen Nagern und Carnivoren, auch bei Affen, unter denen sie sogar zu bedeutender

Größe gelangen kann (Ateles). Immer bietet sie auf ihrer Unterfläche eine Rinne, deren seitliche Ränder zu Falten sich erheben.

Eine Fortsetzung des Urogenitalcanals verbindet sich mit der Clitoris bei Hyaena (H. crocuta), wodurch der äußere weibliche Apparat dem männlichen bedeutend ähnlich wird. Noch eigenthümlicher sind die Einrichtungen, denen wir bei manchen *Nagern* begegnen. Die Mündung der Urethra ist hier weit nach außen gerückt und setzt sich mit einer Rinne auf die vorspringende Clitoris fort (Hydrochoerus, Dasyprocta, Coelogenys). Dadurch wird der Harnweg an die Clitoris verlegt, und es ergiebt sich darin eine Vorstufe zu dem bei anderen Nagern (Capromys, Arvicola, Lagostomus, Bathyergus) erfolgten Abschlusse. Durch die Umwandlung jener Rinne zu einem Canal, welcher die Clitoris durchzieht und die Harnröhre fortsetzt, kommt es zu einer getrennten Ausmündung der Harn- und Geschlechtswege. Der Eingang in die Scheide findet sich dann zwischen dem After und der durchbohrten Clitoris. Dieselbe Sonderung ist auch bei manchen *Prosimiern* vor sich gegangen, doch bestehen auch andere mit jener Sonderung zusammenhängende Verhältnisse. Bei Chiromys öffnet sich vor dem Scheideneingange eine weite Tasche, in welcher die mit einer tiefen Längsfurche versehene Clitoris liegt. Hier ist also nur die Clitoris selbständiger geworden. Bei Otolicnus und Stenops ragt sie frei vor, bei ersterem zieht sich aber noch eine Rinne von der Scheidenmündung aus an ihre Hinterfläche, während die Clitoris bei beiden die Mündung der Harnröhre trägt. Damit ist die Trennung der Harn- und Geschlechtswege zur höchsten Stufe gelangt.

Über Hyaena crocuta s. WATSON, Proceed. Zool. Soc. 1877. CHAPMAN, Proceed. ac. nat. sc. of Philadelphia 1888. Ebenda auch bezüglich Capromys. — Für das Urogenitalsystem der Wirbelthiere Beschreibungen bei MARTIN ST. AUGE, Étude de l'appareil reproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés. Paris 1854. Acad. des Sciences, Savants étrangeres T. XIV.

Die Ausbildung neuer, der Begattung dienender Theile des Geschlechtsapparates *aus der Cloakenwand* ruft auch eine **Sonderung der Muskulatur der letzteren** hervor, woran vornehmlich der von der Stammmuskulatur stammende **Sphincter cloacae** betheiligt ist. Der hohe Grad der Differenzirung jener Organe selbst in den unteren Abtheilungen der Säugethiere, macht es begreiflich, dass auch die bezügliche *Muskulatur* keine völlig primitiven Verhältnisse mehr darbietet. Ihr Sonderungszustand ist jenen Organen angepasst, denen sie jeweils zugetheilt ist, und nur hier und da sind Reste des ursprünglichen Zusammenhanges erhalten. Sie treten deutlicher hervor, wo ein Überblick über eine größere Summe von Einzelzuständen zu gewinnen war und zeigen sich in überaus mannigfaltigen Befunden. Für die Sonderung haben nicht bloß die in den Muskel sich einbettenden und dadurch eine Überkleidung erhaltenden Organe als Factoren zu gelten, sondern auch die Nachbarschaft des Beckenausganges kommt dabei zur Geltung, indem an jenen Skelettheilen Befestigungsstellen für die Muskulatur gegeben sind.

Im Allgemeinen ist der Sonderungsvorgang dieser Muskulatur von jenem der aus der Cloake hervorgehenden Theile beherrscht. Wie After und äußere

Geschlechtsorgane die Producte dieses Vorganges sind, so wird auch die aus dem ursprünglich einheitlichen Sphincter cloacae entstandene discrete Muskulatur theils dem After (als dessen Schließmuskel), theils dem Urogenitalapparat zugetheilt und nimmt an den mannigfachen Gebilden des letzteren eine besondere Ausbildung.

Bei den Monotremen tritt der Sphincter cloacae mit einer oberflächlichen, noch einheitlichen Schicht auf, während er in der Tiefe bereits eine Differenzirung einging und an die Penistasche Muskulatur abgegeben hat. Auch bei Marsupialiern ist der Sphincter noch vorhanden, und bei den Placentaliern bestehen hin und wieder noch Reste, nachdem derselbe bereits den Schließmuskel des Afters sowie Musknlatur zum äußeren Geschlechtsapparat abgegeben hat. Eine jeden der beiden Schenkel des Corpus fibrosum umfassende Muskelschicht stellt den *M. ischio-cavernosus* vor und hat sich bei Beutelthieren noch nicht allgemein am Sitzbein befestigt. Sie bildet einen Überzug der bulbusartigen Anfangstheile jenes Organs und kann zu bedeutendem Umfange sich ausbilden. Eine andere Portion umschließt je einen Bulbus des Corpus spongiosum und stellt den *M. bulbo-cavernosus* vor. Bei Beutelthieren sind die beiderseitigen Muskeln von einander getrennt. Eine mediane Vereinigung ist bei den Placentaliern eingetreten, sie entspricht dem engeren Zusammenschlusse der beiderseitigen Bulbi. Eine Trennung in zwei laterale Massen und eine mediale ist bei manchen Nagern vorhanden, z. B. bei der Ratte, wo auch ein das Rectum hinten umziehendes, einen Sphincter ani bildendes starkes Muskelbündel sich am jederseitigen Bulbusschenkel befestigt, wo die laterale Portion des M. bulbo cavernosus entspringt. Der M. bulbo-cavernosus umfasst häufig nicht bloß den Bulbus des Corpus spongiosum, sondern greift auch auf den Schaft der Ruthe; sehr bedeutend findet sich das bei Dasypus ausgeprägt, auch bei Cynocephalus (C. babuin). Hier besteht auch noch ein unmittelbarer Zusammenhang mit dem Sphincter ani, dessen oberflächliche Schicht jederseits sich zum Bulbus cavernosus fortsetzt, theilweise unter Kreuzung mit Zügen von der anderen Seite. Von der Umfassung des Ruthenschaftes durch den Bulbus cavernosus hat sich bekanntlich auch beim Menschen ein schwacher Rest erhalten. Dem M. bulbo-cavernosus zugehörig, d. h. von ihm abgezweigt, hat auch die Muskelschicht zu gelten, welche die COWPER'sche Drüse umschließt und je nach dem Umfange dieser Drüsen eine verschiedene Mächtigkeit darbietet. Auch die auf den Urogenitalcanal fortgesetzte Muskelschicht, die schon bei den Beutelthieren sehr entwickelt ist, hat wohl mit dem Bulbo-cavernosus gleichen Ursprung, da sie, wenigstens bei Placentaliern im unmittelbaren Anschlusse an ihn getroffen wird.

Auch auf den Penis selbst setzen sich Muskeln fort, welche theils bis zur Glans penis reichen, theils zur Vorhaut treten. Bei Monotremen besteht solch ein anfänglich paariger Muskel, der an der ventralen Oberfläche des Penis einheitlich wird und bis zur Glans seinen Weg nimmt. Ein ähnlicher Muskel, der als Levator penis zu wirken scheint, kommt bei Beutelthieren vor. Er setzt sich, jederseits vom Sitzbein entsprungen, in eine gemeinsame Sehne fort, welche am Rücken des Ruthenschaftes, also an der ursprünglich ventralen Fläche desselben, sich inserirt (Didelphys, Perameles). Bei der Ratte entspringt ein solcher Muskel am Schambein und greift auf den Ruthenschaft über, an dessen Fascie er sich zum Theil befestigt, während die

Fortsetzung sich zu der Vorhaut und den TYSON'schen Drüsen begiebt. Ein ähnlicher, zur Eichel verlaufender Muskel nimmt bei Dasypus unterwegs noch Ursprungsportionen vom Corpus fibrosum auf. Auch an der entgegengesetzten Fläche des Penis erstrecken sich Muskelbündel. So zieht ein paariger Muskel jederseits mit dem Sphincter ani in Continuität gegen die Eichel (bei Canis, auch bei Cynocephalus babuin).

Im weiblichen Apparate pflegen sich die Verhältnisse der Muskulatur zu wiederholen mit den durch die betreffenden Organe selbst bedingten Verschiedenheiten.

Über die Muskulatur liegen nur höchst spärliche Arbeiten vor, so dass in dieser Hinsicht als genauer bekannt eigentlich nur die »Haussäugethiere« gelten können. Vergleichende Untersuchungen fehlen gänzlich. KOBELT, Die männlichen und weiblichen Wollustorgane des Menschen und einiger Säugethiere. Freiburg 1844.

Wie zahlreich und wie mannigfaltig auch die Veränderungen sind, welche im Laufe der Entwicklung den *Harn-* und *Geschlechtsorganen* bei den *Wirbelthieren* zu Theil werden, so bleibt doch deren Zusammengehörigkeit wenigstens in der Verbindung der Ausleitungswege ausgesprochen. Die functionelle Verschiedenheit, schon bei Amphioxus erkennbar, und weiterhin in Structur und Textur sich Bahn brechend, lässt das *Gemeinsame der Abstammung* nicht untergehen, und sobald vom Integument her ausführende Wege sich bilden, so kommt auch an diesen das für die Verrichtung Gemeinsame wieder zum Vorschein.

Die rein *physiologische* Betrachtung lässt uns fragen: giebt es im Organismus differentere Theile als die Organe der Ausscheidung und jene, welche der Fortpflanzung dienen? Hier sind es Gebilde vom höchsten Werth für den Körper, für den sie den Anfang bedingen und die Erhaltung der Art, die höchste Stufe der Functionen, dort sind es Auswurfstoffe, werthlos für die Erhaltung des Organismus, ja sogar oft schädlich, wenn im Körper bewahrt, also von gegentheiliger Bedeutung. Und doch sind diese Organe zu einem System vereinigt. Das findet Erklärung in der *Morphologie*, welche, wie oben schon erwähnt, in der Entstehung sich kund giebt und auch functionell Getrenntes in dauernder Verbindung erhält. So ist das *Urogenitalsystem*, wie es vielleicht nicht sehr zweckmäßig, aber immerhin zur Genüge bezeichnend genannt wird, ein *einheitliches*, welches in der *außerhalb des Organismus* befindlichen, so differenten Bedeutung seiner Producte etwas Gemeinsames besitzt.

REGISTER.

Die auf Anatomie und Morphologie bezüglichen Namen sind in Antiqua-, die auf Systematik bezüglichen in Cursivschrift gesetzt. Von den ersteren wurden folgende zusammenfassende Schlagwörter ausgewählt: Bezahnung, Bogen, Canal, Drüsen, Follikel, Fortsatz, Furche, Gang, Ganglion, Gehirn, Gelenk, Hörner, Klappe, Knochen, Knorpel, Körper (-chen), Membran, Muskulatur, Organ, Papille, Pars, Pleura, Septum, Sinus, Skelet, Spondylus, Vorhof, Zahn. — Bei den letzteren wurde möglichst stets die Orginalfassung des Werkes beibehalten; nur die deutschen Familien-, Gattungs- und Artnamen wurden unter Hinweisen unter den entsprechenden wissenschaftlichen (lateinischen) Namen vereinigt, so dass daher alle Citate an einer einzigen Stelle gesammelt erscheinen. Bei zweifelhaften Gruppennamen (wie z. B. Eidechsen) wurden mehrfache Hinweise angebracht. — Die Seitenzahlen des II. Bandes sind durch ein Sternchen (*) gekennzeichnet.

A.

[1] M. = Musculus, Musculi.
[2] N. = Nervus, Nervi.

[1] V. = Vena, Venae.

C.

D.

[1] Anstatt *Echinoiden* zu lesen!

[1] Doch nicht Abomasus, wie p. 152* steht.

M.

N.

P.

Q.

R.

S.

T.

X.

Berichtigungen.

Zu Band I.

Seite 33 Fig. 3 Styloplotes statt Styloplatus.
» 38 Zeile 13 v. o. Stylonychia statt Stylonychium.
» 79 » 17 v. u. Solpugen statt Solfugen.
» 86 » 10 v. u. Wirbellosen statt Wirbelthieren.
» 116 » 1 v. u. Trionychidae statt Trionichideu.
» 120 » 27 v. o. Lemmus statt Lemnus.
» 164 » 17 v. o. Antennarius statt Antennaria.
» 167 » 3 v. u. (S. 164) statt (S. 167).
» 265 Fig. 144 japonicus statt japanicus.
» 273 Zeile 4 v. o. Echeneis statt Echineis.
» 296 Fig. 174 Lophura statt Lophiurus.
» 347 Zeile 16 v. o. Thynnus statt Thymnus.
» 389 » 1 v. u. Chelonia Fig. 240A statt 239A.
» 439 » 24 v. o. Meletta, Chatoessus statt Melitta, Chaetoessa.
» 556 » 5 v. o. soll zwischen dieses und den »bei« stehen.
» 571 Fig. 373 Bauchflossenskelet und Becken statt Bauchflossenskelet mit Bauchflosse.
» 573 » 374 statt 574.
» 583 » 382 Bennetti statt Benetti.
» 699 Zeile 2 v. o. Thylacinus statt Thylacynus.
» 741 Fig. 459 merlangus statt Merlongus.
» 748 Zeile 3 v. u. Lob. hippocampi statt Musc. hippocampi.
» 759 » 13 v. u. Stria medullaris statt medullares.
» 808 Fig. 501 maculosa statt maculata.
» 816 Zeile 5 v. u. Nervi laterales statt N. lateralis.
» 845 Fig. 517 Menobr. lateralis statt laterales.
» 884 » 545 Macrones statt Macronus.
» 887 » 550 lutaria statt lutraria.
» 907 » 566 rosalia statt rosacea.
» 932 » 583 gallopavo statt galloparis.

Zu Band II.

Seite 45 Zeile 19 v. u. *Knochenganoiden* statt Knochen-*Ganoiden*.
» 59 » 5 v. u. Dryophis statt Dryophys.
» 64 » 5 v. o. Rhytina statt Rhytine.
» 85 » 4 v. o. Ratiten statt Ratiden.

Seite 133 Zeile 26 v. o. Argyropelecus statt Argyropelicus.
» 150 » 22 v. o. Abomasus als Synonym von Haube zu streichen.
» 157 » 24 v. o. Stellenweiser Cilienbesatz ist am cylindrischen Epithel beobachtet statt Stellenweiser cylindrischer Cilienbesatz ist aus Epithel beobachtet.
» 160 Fig. 108 Situs viscerum statt viscosum.
» 162 Zeile 12 v. o. Cyclopterus statt Cyrtopterus.
» 183 » 10 v. o. Längsspalte statt Falte.
» 189 » 15 v. u. Aulostoma statt Aulastoma.
» 209 » 4 v. o. und
» 331 » 16 v. o. Stomatopoden statt Stomapoden.
» 229 » 12 v. o.,
» 496 » 3 v. o. und
» 530 » 7 v. o. Lepadogaster statt Lapadogaster.
» 229 » 18 v. o. Malthe statt Malthaea.
» 230 » 22 v. u. Scaphirhynchus statt Scaphyrhynchus.
» 262 » 6 v. o. Sciaeniden statt Scincoiden.
» 284 » 19 v. o. S. bronchialis statt bronchiales.
» 298 » 10 v. u. Aplacentaliern — im Gegensatz zu den darauf folgenden Placentaliern.
» 313 » 25 v. o. eines Mesenterium statt einer Mesenteria.
» 397 » 14 v. o. welche statt welches.
» 420 » 16 v. u. Echiuriden statt Echinoiden.
» 454 » 26 v. o. Blennius gunellus statt gemellus.
» 493 » 8 v. u. Blennius gunellus statt gunnellus.
» 496 » 29 v. o. gattorugine statt gattorugina.
» 500 » 19 v. u. Plethodon statt Plecthodon.
» 512 » 13 v. o. Didelphys statt Didelphis.
» 539 » 25 v. o. poephage Beutler statt Poephaga, Beutler.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Festschrift

zum

siebenzigsten Geburtstage

von

Carl Gegenbaur

am 21. August 1896.

3 Bände in gr. 4°.

Erster Band: Mit 15 Tafeln und 77 Abbildungen im Text. 1896 ℳ 50.—.

Inhalt: Haeckel, Ernst, Die Amphorideen und Cystoideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen. Mit fünf Tafeln und 25 Figuren im Text. ℳ 20.—. — Maurer, Dr. F., Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit vier Tafeln. ℳ 16.—. — Klaatsch, Dr. Hermann, Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygium-Theorie auf die Gliedmaßen der Landwirbelthiere. Mit vier Tafeln und 42 Figuren im Text. ℳ 12.—. — Göppert, Dr. E., Die Morphologie der Amphibienrippen. Mit zwei Tafeln und 10 Figuren mit Text. ℳ 10.—.

Zweiter Band: Mit 18 Tafeln und 85 Abbildungen im Text. 1896. ℳ 56.—.

Inhalt: Boas, Dr. J. E. V., Über Neotenie. ℳ 1.20. — Hertwig, Dr. Richard, Über die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kerntheilung und der geschlechtlichen Differenzirung. Mit drei Tafeln. ℳ 9.—. — Hertwig, Dr. Oskar, Experimentelle Erzeugung thierischer Missbildungen. Mit einer Tafel und 7 Figuren im Text. ℳ 4.—. — Corning, Dr. H. K., Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleostiern. Mit zwei Tafeln. ℳ 6.—. — v. Davidoff, Dr. M., Über die Entstehung des Endokardepithels bei den Reptilien. Mit einer Tafel. ℳ 3.—. — Hubrecht, Dr. A. A. W., Die Keimblase von Tarsius. Ein Hilfsmittel zur schärferen Definition gewisser Säugethierordnungen. Mit einer Tafel und 15 Figuren im Text. ℳ 7.—. — Solger, Dr. B., Über den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Mit zwei Tafeln. ℳ 8.—. — v. Koch, Dr. G., Das Skelett der Steinkorallen. Eine morphologische Studie Mit einer Tafel und 23 Figuren im Text. (Nicht apart zu haben.) — van Bemmelen, Dr. J. F., Bemerkungen über den Schädelbau von Dermochelys coriacea. Mit einer Tafel. ℳ 3.—. — Rosenberg, Dr. Emil, Über die Wirbelsäule der Myrmecophaga jubata Linné. Mit drei Tafeln und 2 Figuren im Text. ℳ 8.—. — Scott, W. B., Die Osteologie von Hyracodon Leidy. Mit drei Tafeln. ℳ 6.—. — Seydel, Dr. med. O., Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Mit 38 Figuren im Text. ℳ 8.—.

Dritter Band: Mit 17 Tafeln und 98 zum Theil farbigen Abbildungen. 1897. ℳ 75.—.

Inhalt: Goronowitsch, Dr. N., Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota vulgaris. Mit zwei Tafeln. ℳ 7.—. — Haller, Dr. B., Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Mit vier Tafeln und 1 Figur im Text. ℳ 10.—. — Leche, Dr. Wilhelm, Untersuchungen über das Zahnsystem lebender und fossiler Halbaffen. Mit einer Tafel und 20 Figuren im Text. ℳ 5.—. — Weber, Dr. Max, Vorstudien über das Hirngewicht der Säugethiere. ℳ 2.— —. Semon, Dr. Richard, Das Exkretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Mit zwei Tafeln. ℳ 4.—. — Ruge, Dr. Georg, Über das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren. Mit 76 zum Theil farbigen Figuren im Text. ℳ 20.—. — Fürbringer, Dr. Max, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Mit acht Tafeln und 1 Figur im Text. ℳ 40.—.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.